ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 65
2
ФЕВРАЛЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1980

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ · ТОМ 65 (1980) № 2

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Э. Г. Рабинович* и *Г. И. Суворова*

Сдано в набор 12.11.79. Подписано к печати 21.01.80. М-20730. Формат бумаги 70×108$^{1}/_{16}$. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9 + 4 вкл. ($^{1}/_{2}$ печ. л.) = 13.3 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.81. Тираж 2803. Тип. зак. 883.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение
~~199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1~~
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 577.8 : 577.169

М. Х. Чайлахян, В. Н. Хрянин

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЯВЛЕНИЯ ПОЛА У РАСТЕНИЙ

M. KH. CHAILAKHYAN, V. N. KHRYANIN. HORMONAL REGULATION OF SEX EXPRESSION IN PLANTS

Приводится экспериментальный материал, раскрывающий общую картину проявления пола у двудомных растений и однодомных с раздельнополыми цветками. Показана роль органов и синтезируемых в них гормонов в сексуализации растений. Листья, синтезирующие гиббереллины, обусловливают проявление мужского пола, а корни, образующие цитокинины, способствуют проявлению женского пола. Результаты опытов с использованием ингибиторов нуклеинового и белкового обменов позволяют предполагать, что механизм действия фитогормонов на сексуализацию растений связан с изменением активности генетического аппарата растений.

Определение пола у растений имеет генетическую основу и объясняется хромосомной теорией наследования пола. В большинстве случаев у видов двудомных растений женские растения в половой паре имеют две идентичные хромосомы X и X, мужские — гетерохромосомы X и Y. У двух типично двудомных видов — конопли *Cannabis sativa* L. и шпината *Spinacia oleracea* L. — главные гены, определяющие сексуализацию, находятся в этих хромосомах (Frankel, Galun, 1977). Таким образом, генетический контроль определения пола у данных растений выявляется весьма четко в в настоящее время ни у кого не вызывает сомнений.

Однако проявление пола в естественной и в экспериментальной обстановке подвержено большим колебаниям, которые вызываются как условиями среды, так и различными внешними воздействиями. Наиболее существенные факторы внешней среды, влияющие на сдвиги в проявлении пола, — это длина дня, интенсивность света, температура, минеральное питание и состав окружающего воздуха (Минина, 1952; Джапаридзе, 1963; Мауриня, Берзиня-Берзите, 1974).

Влияние фитогормонов на сдвиги в соотношении полов у двудомных растений и однодомных с раздельнополыми цветками весьма велико. Уже давно было показано, что при обработке растений конопли растворами ауксинов увеличивается число женских растений (Heslop-Harrison, 1956, 1957), а при обработке растений кукурузы этими растворами наблюдаются признаки феминизации растений (Молотковский, 1960, 1968); позднее в опытах с опрыскиванием растений растворами этрела (2-хлорэтилфосфоновая кислота) был получен подобный же эффект на огурцах (Heslop-Harrison, 1963) и на конопле (Mohan Ram, Jaiswal, 1972). Вместе с тем было показано, что обработка растений конопли растворами гиббереллина вызывает усиление мужской сексуализации (Atal, 1959; Köhler, 1964; Жуков и др., 1963; Mohan Ram, Jaiswal, 1972)), но это влияние тормозится, если одновременно производится их обработка абсцизовой кислотой (Mohan Ram, Jaiswal, 1972).

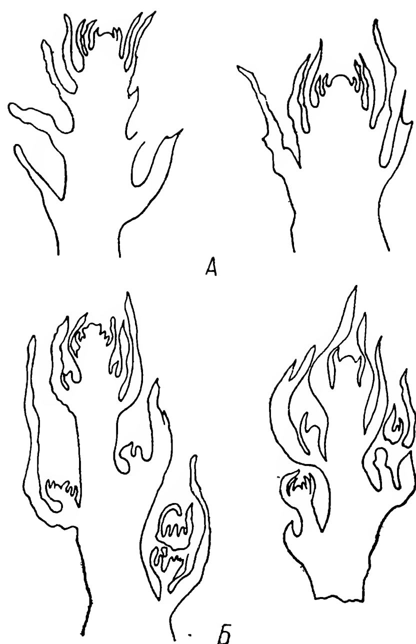


Рис. 1. Критическая фаза проявления пола у конопли.

Дифференциация апексов у сеянцев конопли в возрасте: *А* — 18 дней, в фазу формирования 3-й пары листьев; *Б* — 32 дня, с зачатками женских и мужских цветков.

Результаты испытания влияния некоторых других физиологически активных соединений отличались меньшей определенностью и даже противоречивостью; причина этого заключалась, вероятно, в том, что в опытах различных исследователей брались растения разного возраста и их обработку производили в различные фазы развития.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На протяжении последних пяти лет в лаборатории роста и развития Института физиологии растений АН СССР изучалась гормональная регуляция проявления пола и в соответствии с правилом, издавна принятым нами при изучении любого явления, программа работы заключалась в последовательном решении трех вопросов: 1) когда происходит явление (в каком возрасте), 2) где оно происходит (в каких органах) и 3) что происходит (какие внутренние изменения наблюдаются)? Объектами исследования были двудомные растения короткодневного вида — конопля *Cannabis sativa* сорта ЮС-6 и длиннодневного вида — шпинат *Spinacia oleracea* сорта Виктория. В одну серию опытов были взяты также однодомные растения с раздельнополыми цветками двух видов: огурцы *Cucumis sativus* сорта Неросимые и кукуруза *Zea mays* сортов Воронежская и Одесская 10. Опыты проводились в оранжерее и факторостатной камере фитотрона Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР.

Опыты, предпринятые для решения первого вопроса (когда, в каком возрасте начинается проявление пола), показали, что дифференциация апексов, характерная для мужских и женских растений, наступает очень рано: в фазу появления 3-й пары листьев у конопли (Хрянин, Миляева, 1977) (рис. 1) и в фазу формирования 3-го листа у шпината. Эти опыты показали, что фитогормоны и ингибиторы следует вводить в сеянцы на самой ранней фазе их развития. В связи с этим были проведены опыты по воздействию фитогормонов путем предпосевной обработки семян и введения фитогормонов через корни молодых проростков, а также в культуре in vitro изолированных зародышей семян, которые выращивались на синтетической среде Уайта (White, 1946; Бутенко, 1964) с добавлением и без добавления фитогормонов.

Для выяснения второго вопроса (в каких органах протекают процессы, обусловливающие проявление пола) опыты проводились на молодых сеянцах, отделенных от корней и помещенных в питательную среду Кнопа в стеклянные сосуды. Сеянцы делились на три группы: 1) с листьями и с вновь регенерировавшимися адвентивными корнями, 2) с листьями и без адвентивных корней (корни систематически срезались) и 3) без листьев (листья срезались, кроме двух-трех молодых верхушечных) и с адвентивными корнями. Для выяснения третьего вопроса (какие внутренние изменения лежат в основе проявления пола) сеянцы этих трех групп подвергались кратковременной обработке фитогормонами и ингибиторами, для чего нижние срезанные концы сеянцев погружались в растворы этих

веществ. Вся вышеприведенная система опытов, давшая возможность выяснить роль органов и фитогормонов, синтезируемых в них, в проявлении пола, была названа интегральной моделью проявления пола у растений.

Для выяснения третьего вопроса были сделаны также и аналитические определения содержания природных цитокининов и природных гиббереллинов. В фазу бутонизации растений пробы, взятые с листьев и корней, фиксировали жидким азотом и высушивали лиофильным способом. Экстрагирование и последующая очистка цитокининов производились согласно разработанным методам (Letham, Williams, 1969; Van Staden, 1973; Конопская, 1977); активность цитокининов определялась с помощью биотеста проростков щирицы *Amaranthus caudatus* по оптической плотности бетацианинов (Bigot, 1968; Мазин и др., 1976). Извлечение и очистка гиббереллиноподобных веществ производились по методу, разработанному в лаборатории роста и развития (Ложникова и др., 1973); их активность определялась с помощью биотеста проростков карликового гороха *Pisum sativum* сорта Пионер (Муромцев, Русанова, 1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние фитогормонов и ингибиторов на сексуализацию видов двудомных растений при введении их через корни проростков

Опыт по предпосевной обработке семян конопли фитогормонами и ингибиторами выявил те же тенденции в сдвигах пола растений, какие уже были получены в более ранних исследованиях других авторов с опрыскиванием растений водными растворами этих веществ (Хрянин и др., 1978).

Опыты по введению фитогормонов и ингибиторов через корни молодых проростков конопли и шпината показали их необычайно высокий эффект воздействия на соотношение мужских и женских растений. В этих опытах семена в течение трех суток проращивали в темноте, а затем проростки с одинаковыми корнями помещали на 24—28 ч в растворы испытуемых веществ (контрольные оставались в сосудах с водой). Испытывали растворы гиббереллина (ГК), индолилуксусной кислоты (ИУК), 6-бензиламинопурина (6-БАП) и абсцизовой кислоты (АБК). После обработки проростки конопли переносили в сосуды с питательной смесью Кнопа и выращивали в условиях короткого 8-часового дня в камере фитотрона, а проростки шпината высаживали в ящики с почвой и выращивали в условиях длинного 18-часового дня, на естественном свету с дополнительным подсвечиванием ксеноновыми лампами в оранжерее. Результаты опытов показали, что фитогормоны, введенные в корни молодых проростков, вызывают значительные изменения в росте и скорости зацветания растений и большие сдвиги в соотношении полов у конопли и шпината. ГК вызывает проявление доминирующей мужской сексуализации, тогда как 6-БАП и ИУК индуцируют проявление женской сексуализации (рис. 2, 3, табл. 1) (Чайлахян, Хрянин, 1977а, 1978а, д, ж).

ТАБЛИЦА 1

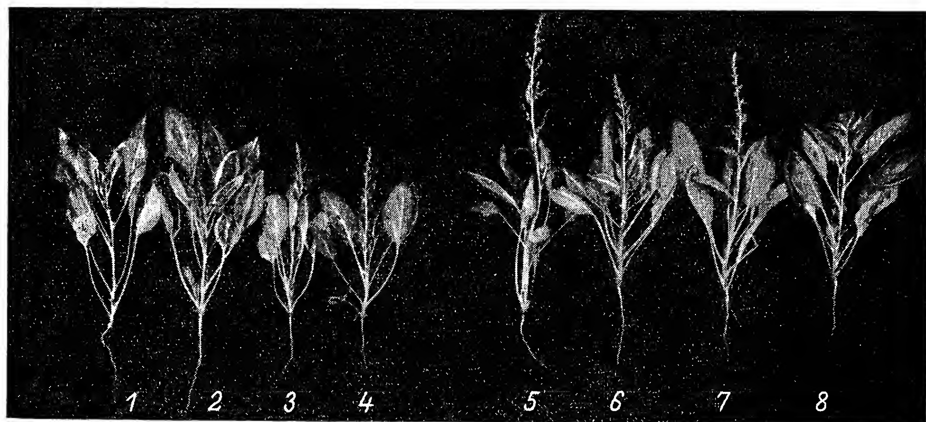
Влияние фитогормонов на сексуализацию конопли и шпината при введении их через корни проростков

Вариант	Число растений, %					
	мужские	женские	интерсексы	мужские	женские	интерсексы
	Конополя			Шпинат		
Контроль	28.6 ±1.2	37.1 ±2.3	34.4 ±1.1	48.3 ±1.7	51.7 ±2.3	—
ГК	84.2 ±2.6	6.5 ±0.4	9.3 ±0.7	78.8 ±3.2	16.3 ±0.6	4.9 ±0.3
6-БАП	—	47.2 ±1.8	52.8 ±3.2	11.2 ±0.8	86.7 ±2.9	2.1 ±0.0
ИУК	—	40.0 ±2.0	60.0 ±2.8	20.8 ±0.1	76.0 ±2.2	3.1 ±0.6
АБК	19.6 ±3	38.8 ±1.4	41.6 ±1.8	29.0 ±1.4	71.0 ±1.8	—



2. Влияние фитогормонов на рост и сексуализацию растений конопли при их введении через корни проростков.

1 — контроль, *2* — ГК, *3* — 6-БАП, *4* — ИУК, *5* — АБК (фот. 29 IV 1977).



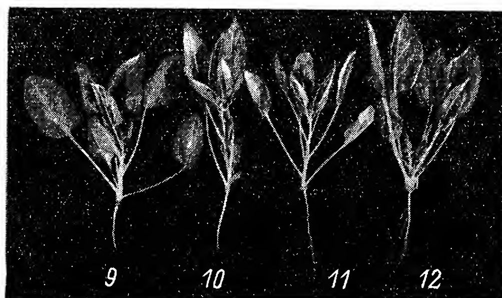


Рис. 3. Влияние фитогормонов на рост и сексуализацию растений шпината при их введении через корни проростков.

1—4 — контроль; *5—8* — ГК; *9—12* — 6-БАП (фот. 12 XII 1977).

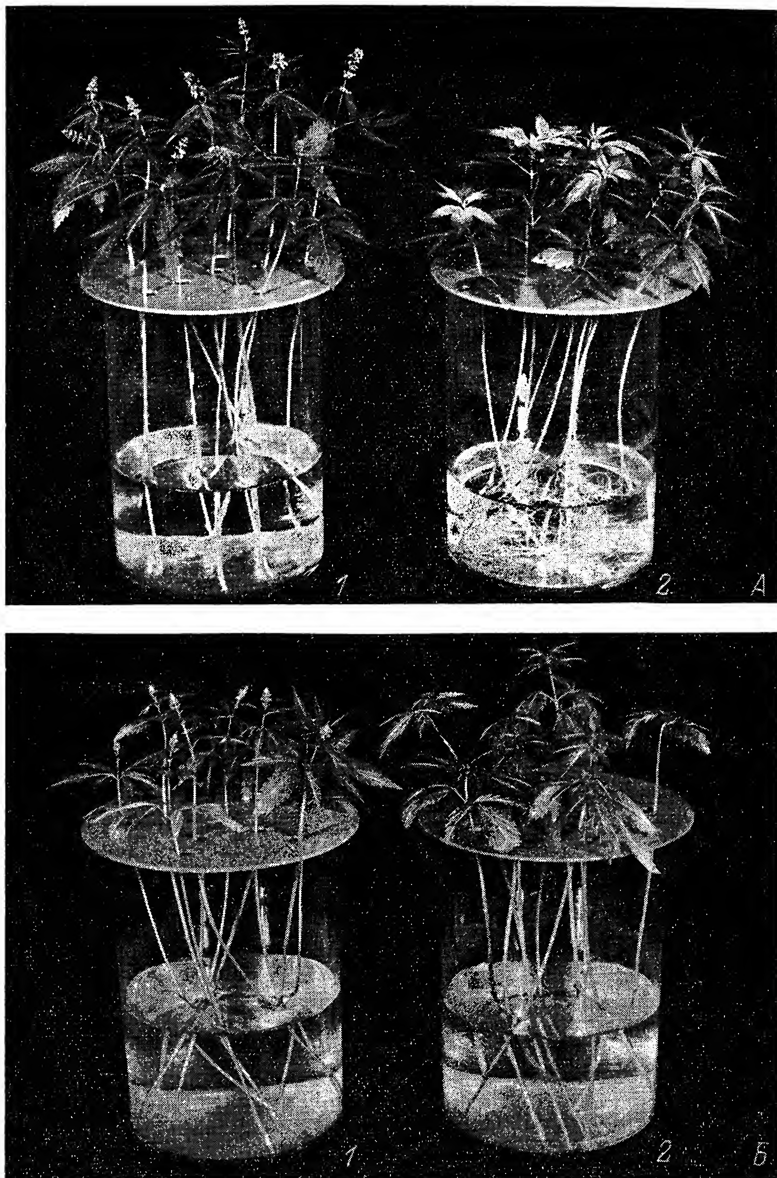


Рис. 4. Роль корней и цитокинина (6-БАП) в проявлении пола у конопли.

А — растения: *1* — без корней, *2* — с корнями. *Б* — растения: *1* — без корней, *2* — без корней и обработанные 6-БАП (фот.: *А* — 22 III 1977, *Б* — 6 мая 1977).

Эти опыты явились экспериментальным обоснованием для представления о том, что регуляция проявления пола у растений с помощью фитогормонов может быть эффективна только на ранней фазе развития растений. Это представление и было положено в основу всех дальнейших опытов.

Роль органов и фитогормонов в проявлении пола у двудомных растений

Для выяснения роли органов в проявлении пола растения конопли и шпината выращивали в ящиках с почвой в оранжерее на длинном дне (коноплю — до фазы 3-й пары листьев и шпинат — до появления 3-го листа), когда стеблевые апексы растений оставались еще в вегетативном состоянии. Затем растения срезали у корневой шейки, помещали в со-

ТАБЛИЦА 2

Роль корней и 6-бензиламинопурина в проявлении пола у сеянцев конопли и шпината

Вариант	Мужские		Женские		Мужские		Женские	
	число растений	%	число растений	%	число растений	%	число растений	%
	Конопля				Шпинат			
С листьями и корнями	8	8.8	83	91.2	7	15.0	96	85.0
С листьями без корней	81	90.0	9	10.0	85	85.0	15	15.0
С листьями без корней+6-БАП	9	18.8	39	81.2	16	16.4	82	83.6

суды с питательной смесью Кнопа и делили на две группы: у контрольных вновь появляющиеся придаточные или адвентивные корни оставляли, у опытных их систематически удаляли при сохранении листьев. Удаление корней как у конопли, так и у шпината привело к значительному увеличению числа мужских растений до 80—90%, а их сохранение — к повышению числа женских растений до 80—90% (рис. 4, *А*; табл. 2).

Таким образом, выяснили, что корни и листья играют важную роль в сексуализации растений: корни — в проявлении женского пола и листья в проявлении мужского. В этой связи следует упомянуть о более ранних исследованиях Г. Х. Молотковского (1960, 1968), который на основе изучения полярности растений кукурузы и принимая во внимание пространственное расположение женских соцветий-початков в нижней зоне стебля, прилегающей к корням, и мужских соцветий-метелок в верхней зоне пришел к выводу, что корневые органы являются детерминантами сексуализации гинецея, а листостеблевые органы — андроцея.

При решении вопроса о том, с какими физиологически активными соединениями связана роль корней и листьев в проявлении пола, были приняты во внимание как ранее высказанные соображения других исследователей, так и уже полученные нами экспериментальные данные. Основываясь на том, что при введении 6-БАП в корни молодых проростков конопли и шпината значительно усиливается женская сексуализация, и принимая во внимание представления Сабинина (1949) и Мотеса (Mothes et al., 1959; Mothes, 1964) о синтезе в корнях веществ гормонального действия — цитокининов, в облиственные сеянцы конопли и шпината, лишенные корней, в течение 28 ч вводили раствор 6-БАП (15мг/л) через нижние срезанные концы стеблей. Это привело к значительному увеличению числа женских растений (рис. 4, *Б*; 5, *А*, *Б*; табл. 2). Из этого следует, что роль корней в проявлении женской сексуализации

ТАБЛИЦА 3

Роль листьев и гиббереллoвой кислоты (ГК) в проявлении пола у сеянцев конопли и шпината

Вариант	Мужские		Женские		Мужские		Женские	
	число растений	%	число растений	%	число растений	%	число растений	%
	Конопля				Шпинат			
С корнями и листьями	15	17.6	70	82.4	16	15.3	89	84.7
С корнями без листьев	18	20.0	72	80.0	14	13.9	87	86.1
С корнями без листьев+ГК	68	80.9	16	19.1	76	76.7	23	23.3

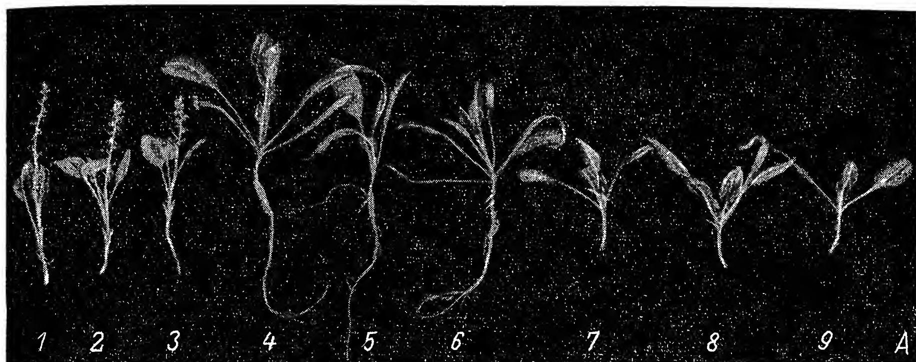




Рис. 5. Роль корней и цитокинина (6-БАП) в проявлении пола у шпината.

А — растения, взятые из сосудов: *1—3* — без корней; *4—6* — с корнями; *7—9* — без корней и обработанные 6-БАП. *Б* — растения в сосудах: *1* — без корней, *2* — с корнями, *3* — без корней и обработанные 6-БАП (фот. 17 X 1977).

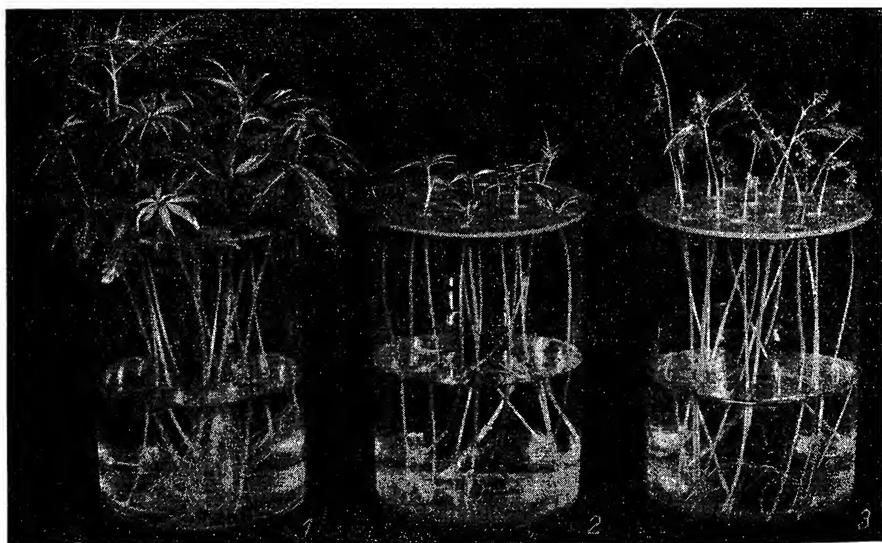
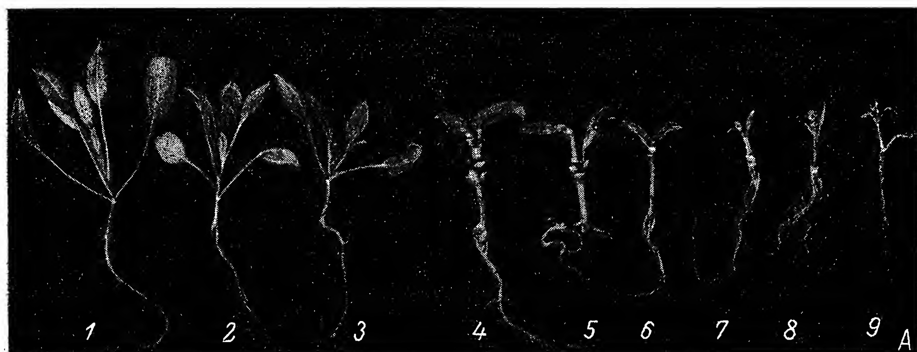


Рис. 6. Роль листьев и гиббереллововой кислоты в проявлении пола у конопли.

Растения: *1* — с листьями и корнями, *2* — без листьев с корнями, *3* — без листьев с корнями и обработанные ГК (фот. 13 XII 1977).



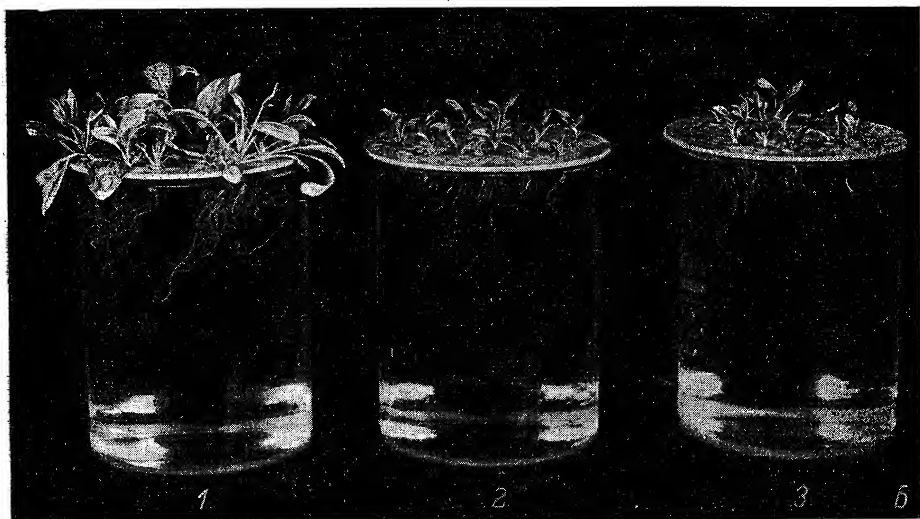


Рис. 7. Роль листьев и гиббереллловой кислоты в проявлении пола у шпината.

А — растения, взятые из сосудов: *1—3* — с листьями и корнями; *4—6* — без листьев с корнями, *7—9* — без листьев с корнями и обработанные ГК. *Б* — растения в сосудах: *1* — с листьями и корнями, *2* — без листьев с корнями, *3* — без листьев с корнями и обработанные ГК (фот. 18 XI 1977).

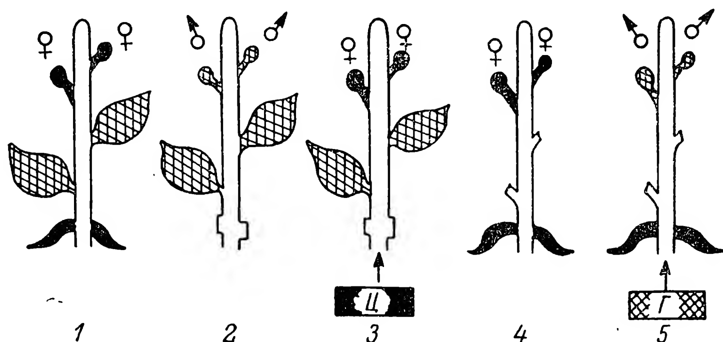


Рис. 8. Роль органов и синтезируемых в них фитогормонов в проявлении пола у двудомных растений.

1 — с листьями и корнями, *2* — с листьями без корней, *3* — с листьями без корней и обработанные 6-БАП, *4* — без листьев с корнями, *5* — без листьев с корнями и обработанные ГК. *Штриховка* — гиббереллины, *черный цвет* — цитокинины (6-БАП).

растений конопли и шпината связана с синтезом в них цитокининов (Чайлахян, Хрянин, 1977а, 1978б; Chailakhyan, Khryanin, 1978в, е, ж).

На основании того, что при введении ГК в корни молодых проростков значительно усиливается мужская сексуализация, и имея в виду наше (Чайлахян, 1971; Chailakhyan, 1972) представление о синтезе гиббереллинов в листьях, в сеянцы конопли и шпината с адвентивными корнями, но лишенные листьев, в течение 28 ч вводили раствор ГК (25 мг/л) через нижние срезанные концы стеблей. Это привело к значительному увеличению числа мужских растений (рис. 6; 7, *А*, *Б*; табл. 3). Становится ясным, что роль листьев в проявлении мужской сексуализации растений конопли и шпината связана с синтезом в них гиббереллинов (Чайлахян, Хрянин, 1978б; Chailakhayn, Khryanin, 1979б).

Общая картина, показывающая роль корней и листьев в сексуализации двудомных растений и значение образования определенных фитогормонов в этих органах в проявлении пола растений, представлена на рис. 8 (Чайлахян, Хрянин, 1978в).

Роль фитогормонов и органов в проявлении пола у однодомных растений с раздельнополыми цветками

Закономерности эффекта действия различных фитогормонов, установленные для двудомных растений — конопли и шпината, получили подтверждение и в отношении однодомных растений с раздельнополыми цветками — огурцов и кукурузы, с которыми были проведены опыты по таким же схемам. В опытах с огурцами выяснилось, что если через корни простков вводится ГК, то образуются в подавляющем большинстве мужские цветки. В более ранних опытах Галун (Galun, 1959) гетерозиготные женские растения огурцов при многократной обработке ГК превращались в нормальные, т. е. формировали и женские и мужские цветки. В наших опытах при введении 6-БАП соотношение мужских и женских цветков становилось примерно 1 : 1, тогда как в контроле оно было 4 : 1. При введении ИУК и АБК заметные различия в соотношении мужских и женских цветков сравнительно с контролем не наблюдались (рис. 9; Хрянин, Чайлахян, 1979а).

В опытах, где выяснялась роль листьев и корней в проявлении пола у огурцов, было показано, что при сохранении листьев и удалении корней идет образование преимущественно мужских цветков, а при сохранении адвентивных корней и отсутствии листьев появляются преимущественно женские цветки. Введение 6-БАП в растения, у которых удаляли корни, приводило к увеличению числа женских цветков (до 45.7%), а введение ГК в растения с удаленными листьями вызывало образование мужских цветков (до 98.6%). Эти результаты показывают, что у огурцов роль листьев в проявлении мужского пола также связана с синтезом в них гиббереллинов, а роль корней в проявлении женского пола — с синтезом в них цитокининов (Хрянин, Чайлахян, 1979б). Детальные исследования Молотковского (1957, 1960, 1967, 1968, 1976) по изучению полярности и сексуализации тканей у кукурузы привели его к заключению о том, что растение кукурузы в генеративной фазе развития характеризуется двумя четко выраженными зонами сексуализации тканей: феминизированной (от корневой шейки стебля до основания верхнего початка) и маскулинизированной (от междоузлия с верхним початком до верхушки метелки).

В наших опытах (Хрянин, Чайлахян, 1980) 3-дневные проростки кукурузы сорта Воронежская с одинаковыми корнями помещали на 28 ч в сосуды с растворами фитогормонов, контрольные — в сосуды с водой, а затем высаживали в глубокие ящики с почвой в оранжерее в условиях длинного 18-часового дня. Выяснилось, что ГК на 4 дня ускоряла начало образования метелок и усиливала их рост и в то же время на 5 дней задерживала выбрасывание нитей у початков, тогда как 6-БАП и ИУК на 5 дней задерживали выметывание и способствовали более быстрому формированию вторых початков. В другом опыте с кукурузой сорта Одесская 10 при введении 6-БАП (15 мг/л) через корни и последующей обра-

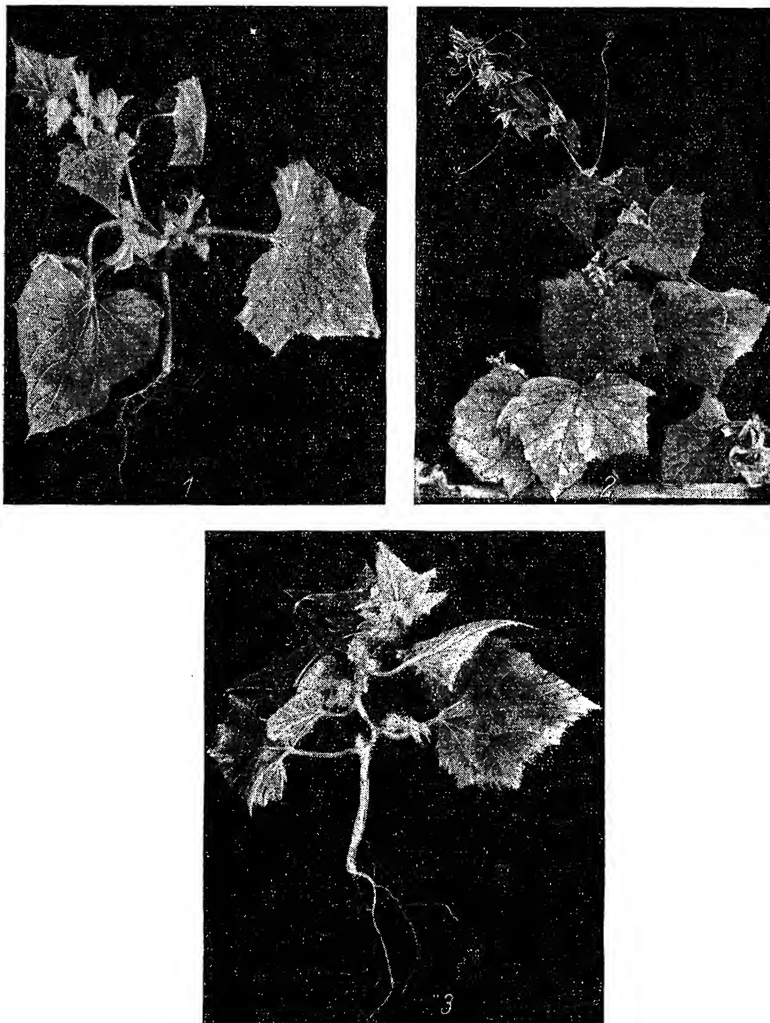


Рис. 9. Влияние фитогормонов при их введении через корни проростков на рост и сексуализацию растений огурцов.

1 — контроль, *2* — ГК, *3* — 6-БАП (фот. 18 XI 1977).

ботке верхушек растений кукурузы в фазу 3-го листа у 28 из 36 растений были получены початки в метелках (рис. 10). Подобное, но несколько менее выраженное смещение признаков пола в женскую сторону наблюдалось в ранее проведенных опытах Молотковского (1967) с сортами кукурузы Воронежская и Зубовидная при опрыскивании растений в фазу двух листьев раствором гетероауксина.

Таким образом, между результатами, полученными в опытах с однодомными растениями огурцов и кукурузы, имеющими раздельнополые цветки, и данными, полученными в опытах с двудомными растениями — коноплей и шпинатом, обнаружено сходство в действии ГК и 6-БАП на проявление пола, а именно ГК стимулирует проявление мужского пола, 6-БАП — женского.

Раздельное и совместное действие фитогормонов и ингибиторов на проявление пола у конопли

Совершенно очевидно, что в проявлении пола у растений, помимо цитокининов и гиббереллинов, существенное значение имеют также другие фитогормоны и физиологически активные соединения — ауксины,



Рис. 10. Влияние цитокинина (6-БАП) на сексуализацию растений кукурузы **при его введении** через корни и путем опрыскивания раствором надземных **частей** (фот. 15 XI 1978).

этрел и такие ингибиторы роста, как абсцизовая кислота, ретарданты ССС и некоторые другие (Frankel, Galun, 1977; Сидорский, 1978).

Для сравнения действия различных фитогормонов и ингибиторов роста на проявление пола и выявления антагонизма в действии некоторых ингибиторов в отношении фитогормонов были проведены опыты с сеянцами конопли по обычной методике. Опыты имели две серии: в первой серии, где у сеянцев оставляли все адвентивные корни и удаляли все листья, кроме двух верхних молодых, испытывали раздельно и совместно действие ГК и ССС; во второй серии, где у сеянцев сохраняли все листья и удаляли все вновь появляющиеся адвентивные корни, испытывали раздельно действие 6-БАП, ИУК, АБК, ССС и этрела и совместно 6-БАП и АБК. Результаты опыта приведены в табл. 4.

Из данных табл. 4 видно, что наибольший эффект на сдвиг пола в мужскую сторону оказывают ГК (вар. 2), а на сдвиг пола в женскую сторону — 6-БАП (вар. 5). Влияние этрела таково, что чисто мужские растения не появляются, а примерно половина растений — женские,

ТАБЛИЦА 4

Проявление пола у сеянцев конопли при раздельном и одновременном действии фитогормонов и ингибиторов роста

№ п./п.	Вариант	Число растений, %		
		мужские	женские	интерсексы
1	Контроль	19.0 ±1.2	81.0 ±3.3	—
2	ГК	85.2 ±2.7	14.8 ±0.2	—
3	ССС	24.8 ±0.9	74.2 ±1.9	—
4	ГК+ССС	70.9 ±2.3	29.1 ±1.5	—
5	6-БАП	16.4 ±0.8	83.6 ±3.0	—
6	ИУК	28.1 ±1.7	66.6 ±2.8	5.3 ±0.2
7	АБК	39.3 ±1.1	57.4 ±1.6	3.3 ±0.5
8	ССС	32.0 ±1.4	68.0 ±2.6	—
9	Этрел	—	54.1 ±1.5	45.9 ±1.3
10	6-БАП+АБК	34.4 ±1.8	65.6 ±2.2	—

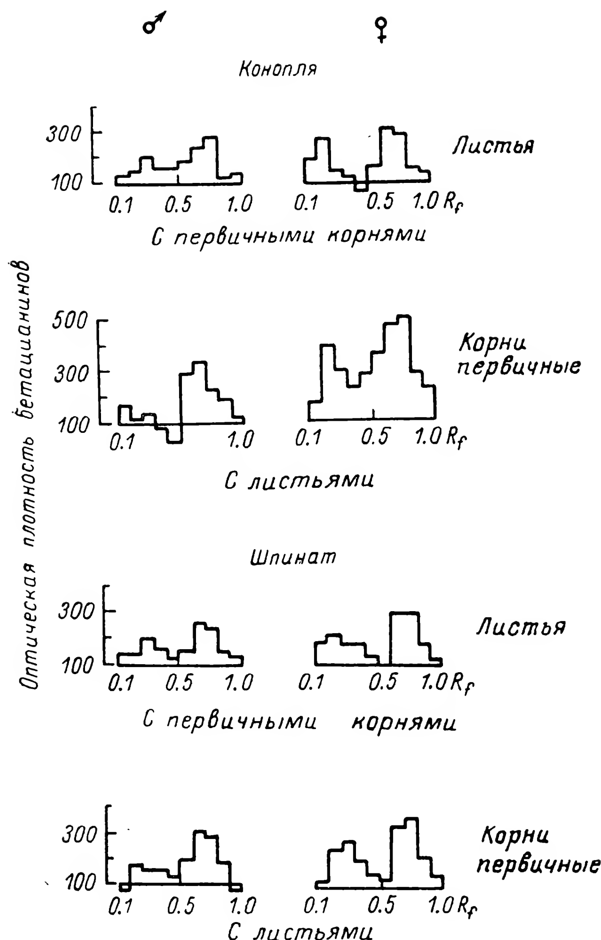


Рис. 11. Биологическая активность цитокининов в листьях и корнях интактных растений конопли и шпината, выращенных в почве в ящиках.

Здесь и на рис. 12: *по оси ординат* — гистограмма активности бетацианинов, в процентах к контролю; *по оси абсцисс* — распределение R_f.

а другая половина — интерсексы, т. е. имеющие мужские, женские и гермафродитные цветки (вар. 9). Вместе с тем выяснилось, что ретардант ССС влияет на сдвиг пола в женскую сторону, причем у сеянцев без листьев и с адвентивными корнями — в большей мере, чем у сеянцев без адвентивных корней и с листьями (вар. 3 и 8), а при совместном действии частично снимает эффект ГК (вар. 4). АБК частично снимает эффект 6-БАП на проявление женского пола (вар. 10).

Таким образом, полученные результаты еще раз подтверждают, что ведущими фитогормонами в проявлении мужского и женского пола у конопли являются гиббереллины и цитокинины, действие которых осуществляется одновременно с другими фитогормонами и ингибиторами (Хрянин, Чайлахян, 1979в).

Биологическая активность цитокининов и гиббереллинов при проявлении пола у двудомных растений

Для более полного и точного представления о роли органов и синтезируемых в них фитогормонов в проявлении пола у двудомных растений нами были предприняты определения биологической активности цитокининов и гиббереллинов в листьях и корнях конопли и шпината в фазу, когда дифференциация пола в апексах уже прошла.

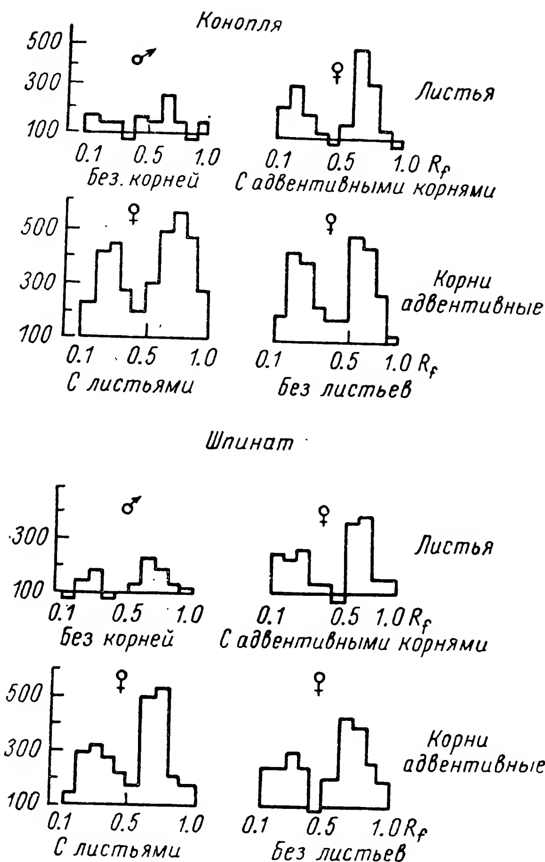


Рис. 12. Биологическая активность цитокининов в листьях и корнях оперированных растений конопли и шпината, выращенных на питательной смеси в сосудах.

Полученные гистограммы показали, что в интактных сеянцах конопли и шпината, выращенных в ящиках с почвой, активность цитокининов как в листьях, так и в первичных корнях у женских растений выше, чем у мужских (рис. 11). Большее количество цитокининов в соцветиях женских растений по сравнению с мужскими ранее отметила Энгельбрехт (Engelbrecht, 1973). Много цитокининов было обнаружено в листьях женских сеянцев конопли и шпината, образовавших адвентивные корни, но особенно велико их содержание было непосредственно в адвентивных корнях женских сеянцев с листьями и без них (рис. 12). Очевидно, регенерация адвентивных корней, богатых цитокининами, и их дальнейшее функционирование и обусловливают в наших опытах резкие сдвиги пола в женскую сторону.

Гистограммы содержания гиббереллиноподобных веществ или природных гиббереллинов в листьях показали, что и у конопли, и у шпината в мужских растениях их больше, чем в женских. Это различие было установлено у интактных сеянцев с первичными корнями, выращенных в ящиках с почвой. В листьях мужских сеянцев, лишенных корней, гиббереллинов больше, чем в листьях женских сеянцев, имеющих адвентивные корни (рис. 13). Вместе с тем в листьях мужских сеянцев конопли и шпината, лишенных корней, содержание цитокининов незначительно (рис. 12). По-видимому, высокое содержание природных гиббереллинов и низкое содержание цитокининов в листьях сеянцев, лишенных корней, и является главной причиной сдвига пола в мужскую сторону.

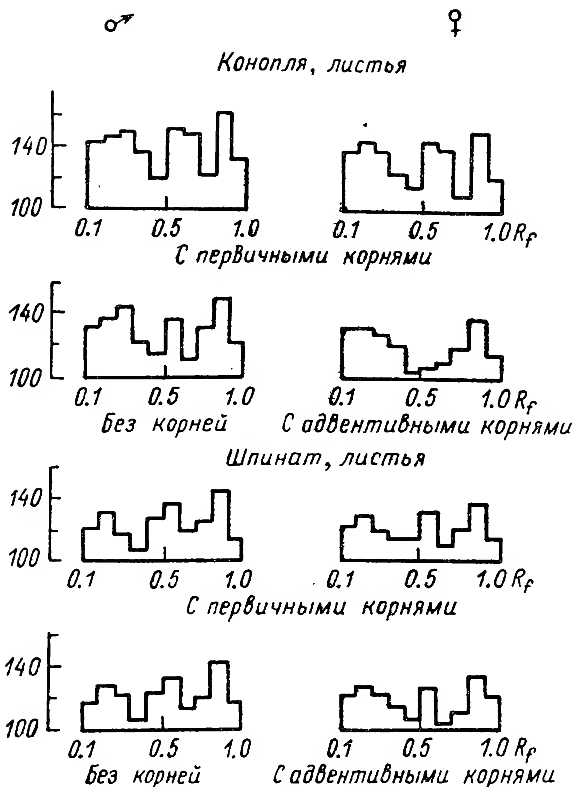


Рис. 13. Биологическая активность гиббереллинов в листьях и корнях интактных и оперированных растений конопли и шпината.

По оси ординат — гистограмма прироста проростков гороха, в процентах к контролю; *по оси абсцисс* — распределение R_f.

Совпадение результатов опытов по эффекту действия извне вводимых в растения препаратов фитогормонов и данных аналитических определений по динамике изменений тех же фитогормонов, содержащихся в растениях (Хрянин, Чайлахян, 1979г), свидетельствует о достаточно полной достоверности наблюдаемых явлений по сдвигам в соотношении полов у растений двудомных видов — конопли и шпината.

Общее представление о проявлении пола у двудомных и однодомных растений с раздельнополыми цветками

Общая картина проявления пола у двудомных растений может быть представлена в виде схемы (рис. 14), на которой видно, что листья синтезируют гиббереллины, движущиеся к верхушечным почкам побегов, вызывают в них изменения и способствуют проявлению мужского пола (рис. 14, *1*), корни же образуют цитокинины, поступающие в верхушечные почки побегов и стимулирующие проявление женского пола (рис. 14,*4*).

В благоприятной природной обстановке, когда создается определенный гормональный баланс, проявление пола контролируется генетическим аппаратом — и мужские, и женские растения появляются в одинаковом соотношении (рис. 14, *2*, *3*; Чайлахян, Хрянин, 1978в).

Механизм действия фитогормонов у однодомных растений с раздельнополыми цветками несколько сложнее в связи с тем, что мужские и женские цветки появляются на одном и том же растении. Например, у огурцов на первом этапе развития появляются только мужские цветки, на втором — женские и мужские и на третьем — в основном женские (Frankel, Galun, 1977). Вероятно, это связано с тем, что на первом этапе листовая масса более развита, чем корневая система, и в растении больше накапливается

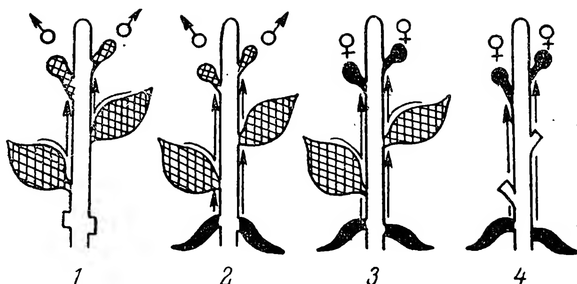


Рис. 14. Гормональная и генетическая регуляция проявления пола у растений.
1 — с листьями без корней; *2*, *3* — с листьями и корнями; *4* — без листьев с корнями. Обозначения те же, что и на рис. 8.

гиббереллинов; на втором этапе листовая масса и корневая система развиты достаточно хорошо и в растении накапливаются как гиббереллины, так и цитокинины; наконец, на третьем этапе в связи с более ранним ослаблением функциональной активности листьев в растении преобладают цитокинины, поступающие с пасокой из корневой системы (Хрянин, Чайлахян, 1979а).

У кукурузы в соответствии с представлением Молотковского (1960, 1968) можно предполагать, что образование женских цветков (початков) в нижней зоне, прилегающей к корневой системе, связано с более легким притоком в эту зону цитокининов из корней, тогда как образование мужских цветков (метелок) в верхней зоне связано с притоком гиббереллинов из листьев.

Регуляция проявления пола в культуре изолированных зародышей семян конопли

В целях изучения прямого эффекта фитогормонов на проявление пола были предприняты опыты с культурой изолированных зародышей конопли, которые высаживали в пробирки на питательную агаризированную среду Уайта и выращивали в факторостатных условиях на свету люминесцентных ламп при температуре 20—22° С и влажности 80%. В течение 7 дней пробирки с зародышами находились на 16-часовом дне, а затем до конца опыта — на коротком 8-часовом дне. Всего было три варианта опыта: в 1-м зародыши высаживали в пробирки с чистой средой Уайта, во 2-м в среду вводили ГК (12.5 мл/л), в 3-м — добавляли 6-БАП (5 мг/л). В трех последовательно проведенных опытах были получены идентичные результаты: ГК, введенная в питательную среду, стимулировала рост зародышей, ускоряла цветение миниатюрных сеянцев и вызывала на 95.5—100% появление мужских растений, 6-БАП тормозил рост зародышей, задерживал цветение сеянцев и вызывал на 92.6—97.7% появление женских растений (рис. 15; Чайлахян, Хрянин, 1979а).

Таким образом, выяснилось, что воздействие ГК и 6-БАП на изолированные зародыши конопли оказывает более сильный эффект на проявление пола, чем когда эти фитогормоны вводятся через корни на ранней фазе развития проростков или через срезанные нижние концы стеблей молодых сеянцев конопли.

Проявление пола у конопли при действии фитогормонами и ингибиторами нуклеинового и белкового обменов

В настоящее время при изучении роли фитогормонов в растениях большое внимание уделяется выяснению механизма их действия и их влиянию на стимуляцию и индукцию синтеза нуклеиновых кислот и белков (Кулаева, 1973; Муромцев, Агнистикова, 1973). Нами была сделана попытка подойти к выяснению внутренних путей регулирующего

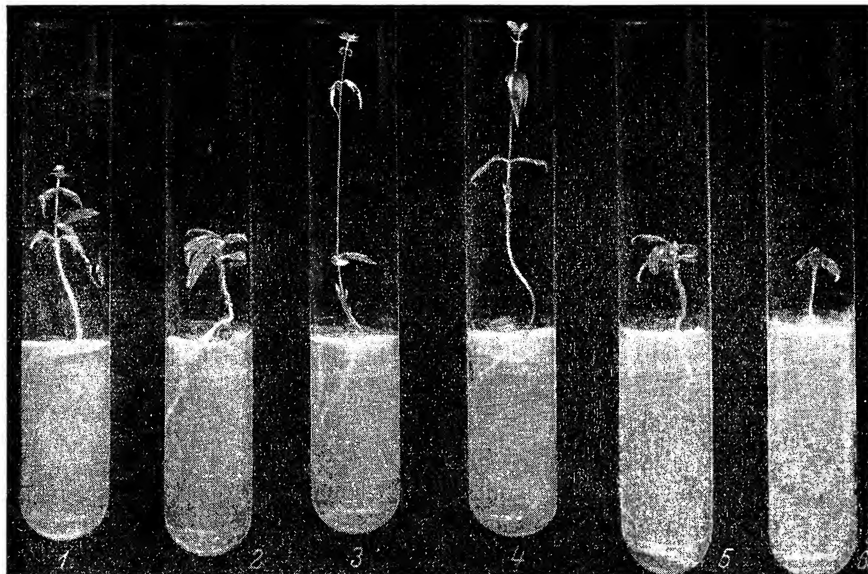


Рис. 15. Регуляция проявления пола у растений конопли при культуре изолированных зародышей in vitro.

Растения на питательной среде Уайта: *1*, *2* — контрольные, *3*, *4* — с введением ГК; *5*, *6* — с введением 6-БАП (фот. 28 VII 1978).

действия фитогормонов. С этой целью были проведены опыты, в которых наряду с фитогормонами — ГК и 6-БАП — использовались ингибиторы, тормозящие репликацию — антибиотик митомицин, транскрипцию — антибиотик актиномицин Д и трансляцию — антибиотик пуромицин Д, которые применялись в минимальных эффективных концентрациях, не вызывающих остановки роста и внешних повреждений. Опыты ставились с сеянцами конопли, достигшими фазы формирования 3-й пары листьев, срезанными у корневой шейки и культивируемыми в сосудах с питательным раствором Кнопа.

В первой серии, после того как начиналась регенерация адвентивных корней, удалялись листья и сохранялись корни; в течение первых 28 ч через нижние срезанные концы стеблей вводилась ГК, а затем в течение 28 ч — слабые растворы ингибиторов. Выяснилось, что сдвиг пола в мужскую сторону, который вызывается ГК, снимается только актиномицином Д, блокирующим транскрипцию, тогда как другие ингибиторы не подавляли влияния ГК (рис. 16; табл. 5). Из этого следует, что ГК, по-

ТАБЛИЦА 5

Проявление пола у сеянцев конопли при одновременном действии фитогормонами и ингибиторами нуклейнового и белкового обмена

Вариант	Число растений, %	
	мужские	женские
Контроль	26.3 ±0.8	73.7 ±2.9
ГК	80.9 ±3.4	19.1 ±0.9
ГК+митомицин	66.6 ±3.3	33.4 ±1.2
ГК+актиномицин Д	28.5 ±1.3	71.5 ±2.8
ГК+пуромицин	65.2 ±2.6	34.8 ±1.4
6-БАП	23.3 ±0.5	76.7 ±3.1
6-БАП+митомицин	72.7 ±2.3	27.3 ±1.5
6-БАП+актиномицин Д	22.2 ±0.4	77.8 ±2.6
6-БАП+пуромицин	75.8 ±3.2	24.2 ±0.8

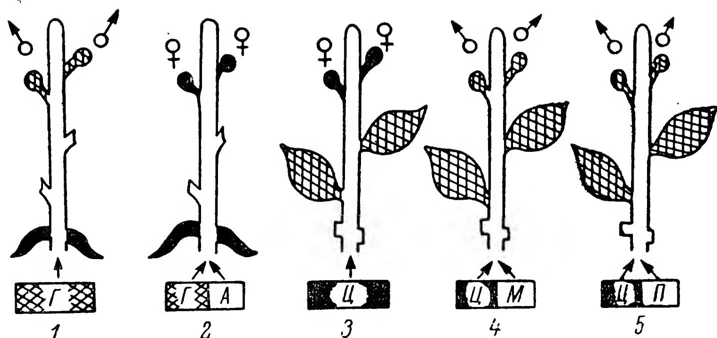


Рис. 16. Проявление пола у конопли при действии фитогормонами и ингибиторами нуклеинового и белкового обмена.

1 — растения без листьев с корнями+ГК; 2 — растения без листьев с корнями+ГК+А (актиномицин Д); 3 — растения с листьями без корней+6-БАП; 4 — растения с листьями без корней+6-БАП+М (митомицин); 5 — растения с листьями, без корней+6-БАП+П (пуромицин). *Штриховка* — ГК, *черный цвет* — 6-БАП.

видимому, действует на проявление пола у растений конопли на уровне транскрипции.

Во второй серии все вновь образующиеся адвентивные корни систематически удаляли и оставляли листья; в течение первых 28 ч через срезанные концы стеблей вводился 6-БАП, а затем в течение 28 ч — слабые растворы тех же ингибиторов. Выяснилось, что сдвиг пола в женскую сторону, который вызывается 6-БАП, снимается митомицином, тормозящим репликацию, и пуромицином Д, подавляющим трансляцию, но не актиномицином Д (рис. 16; табл. 5). Из этого следует, что 6-БАП действует на проявление пола у конопли на уровне репликации и трансляции.

Результаты опытов по влиянию антибиотиков на гормональную регуляцию проявления пола у растений конопли являются лишь косвенным свидетельством участия процессов репликации, транскрипции и трансляции в проявлении пола и нуждаются в подтверждении прямыми аналитическими методами. Тем не менее они дают основание предполагать, что механизм действия фитогормонов на сексуализацию растений связан с изменением активности генетического аппарата (Чайлахян, Хрянин, 1978г).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные в настоящей работе экспериментальные данные и выводы, следующие из них, дают основание сделать общее заключение о том, что определение пола обусловливается генетическим аппаратом, тогда как его проявление в широких пределах зависит от гормонально-ингибиторного баланса, возникающего в растениях как в природной, так и в экспериментальной обстановке. Таким образом, выяснение механизма взаимодействия между гормональной и генетической регуляцией проявления пола, или, как уже ранее отмечалось (Чайлахян, 1978), «между гормонами и генетическим аппаратом, представляется нам одной из самых увлекательных областей в познании жизни растений».

ЛИТЕРАТУРА

Бутенко Р. Г. **1964**. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений.

Джапаридзе Л. И. **1963, 1965**. Пол у растений. Ч. I, II.

Жуков М. С., М. Х. Чайлахян, В. Г. Кочанков, М. М. Сажко. **1963**. Влияние гиббереллина на рост, урожай и технологические качества конопли. В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М.

Конопская Л. Н. **1977**. Содержание цитокининов в семенах гороха при прорастании. ДАН СССР, 236 : 1270.

Кулаева О. Н. 1973. Цитокинины, их структура и функция.
Ложникова В. Н., Л. П. Хлопенкова, М. Х. Чайлахян. 1973. Определение природных гиббереллинов в растительных тканях. В кн.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М.
Мазин В. В., О. С. Шашкова, Л. Н. Андреев, Е. И. Комизерко, Н. М. Жлоба, В. И. Кефели. 1976. Специфичность влияния кинетина на образование амарантина у щирицы (*Amaranthus caudatus* L.) и на рост каллуса семядоли сои (*Glycine soja* L.). ДАН СССР, 231 : 506.
Мауриня Х. А., Р. В. Берзиня-Берзите. 1974. Взаимосвязь между окислительно-восстановительными процессами в растениях и их сексуализацией. Научн. тр. Всес. селекц-.генет. инст., 11.
Минина Е. Г. 1952. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды.
Молотковский Г. Х. 1957. Явление полярности и смещение пола у кукурузы. ДАН СССР, 114 : 434. — 1960. Теория полярности развития растений. Бюл. МОИП, 65, 6. — 1967. Сексуализация и онтогенез растений кукурузы. ДАН СССР, 175 : 238. — 1968. Полярность развития и физиологическая генетика растений. — 1976. Бисексуальная парность развития и гетерозис растений. Физиол. и биохим. культурн. растений, 8, 4.
Муромцев Г. С., В. Н. Агнистикова. 1973. Гормоны растений. Гиббереллины.
Муромцев Г. С., Н. В. Русанова. 1966. Биологический метод определения концентрации гиббереллинов. В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М.
Сабинин Д. А. 1949. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. IX Тимирязевские чтения. М.
Сидорский А. Г. 1978. Изменения направленности процесса половой дифференциации растений под влиянием физиологически активных соединений. Усп. совр. биол., 85.
Хрянин В. Н., В. Г. Кочанков, М. Х. Чайлахян. 1978. Влияние регуляторов роста на сексуализацию растений конопли и шпината при предпосевной обработке семян. Физиол. раст., 25.
Хрянин В. Н., Э. Л. Миляева. 1977. Влияние гиббереллина на дифференциацию стеблевых апексов конопли. ДАН СССР, 234, 4 : 982.
Хрянин В. Н., М. Х. Чайлахян. 1979а. Эффект регуляторов роста в проявлении пола у растений огурцов. Докл. ВАСХНИЛ, 1. — 1979б. Роль листьев и корней в проявлении пола у огурцов. Докл. ВАСХНИЛ, 4. — 1979в. Раздельное и совместное действие регуляторов роста на проявление пола у конопли. Физиол. раст., 2. — 1979г. Биологическая активность цитокининов и гиббереллинов в корнях и листьях при проявлении пола у двудомных растений. Физиол. раст., 5. — 1980. Влияние регуляторов роста на проявление пола у кукурузы при введении их через корни. Физиол. раст., 1.
Чайлахян М. Х. 1971. Гормональная регуляция цветения растений различных фотопериодических групп. Физиол. раст., 18, 2. — (Chailakhyan M. Kh.) 1972. Hormonal regulation of plant flowering of different photoperiodical groups. Proc. VII Intern. Conf. in Canberra. Plant Growth Substances 1970. Ed. by Carr D. J. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York. — 1978. — Генетическая и гормональная регуляция роста, цветения и проявления пола у растений. Физиол. раст., 5.
Чайлахян М. Х., В. Н. Хрянин. 1977а. Влияние регуляторов роста на сексуализацию конопли при введении их через корни растений. ДАН СССР, 236, 1 : 268. — 1977б. Роль корней в сексуализации растений конопли. ДАН СССР, 236, 2 : 509. — 1978а. Эффект регуляторов роста и роль корней в сексуализации растений шпината. ДАН СССР, 239, 5 : 1262. — 1978б. Взаимодействие органов в проявлении пола у двудомных растений. ДАН СССР, 239, 6 : 1497. — 1978в. Проявление пола у двудомных растений и фитогормоны. ДАН СССР, 242, 2 : 493. — 1978г. Проявление пола у конопли при раздельном и одновременном воздействии фитогормонами и ингибиторами нуклеинового и белкового обмена. ДАН СССР, 243, 5 : 1341. — (Chailakhyan M. Kh., V. N. Khryanin). 1978д. The influence of growth regulators absorbed by roots on sex expression in hemp plants. Planta, 138 : 181. — 1978е. The role of roots in sex expression in hemp plants. Planta, 138 : 185. — 1978ж. Effect of growth regulators and role of roots in sex expression in spinach. Planta, 142 : 207. — 1979а. Гормональная регуляция проявления пола в культуре изолированных зародышей конопли. ДАН СССР, 244, 4 : 1037. — (Chailakhyan M. Kh., V. N. Khryanin). 1979б. The role of leaves in sex expression in hemp and spinach. Planta, 144 : 205.
Atal C. K. 1959. Sex reversal in hemp by application of gibberellin. Curr. Sci., 28 : 408.
Bigot C. 1968. Action d'adénines substituées sur la synthèse des bétacyanines dans la plantule d'*Amaranthus caudatus* L. Possibilité d'un test biologique de dosage des cytokinines. C. R. Acad. Sc. Paris, 266, D : 349.
Engelbrecht L. 1973. Differences in the development of male and female hemp plants in relation to hormonal regulation. Pr. Inst. Sadown. Skierniewicoch, E3 : 389.
Frankel R., E. Galun. 1977. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Berlin—Heidelberg—New York.
Galun E. 1959. Effects of gibberellic acid and naphthaleneacetic acid on sex expression and some morphological characters in the cucumber plant. Phyton, 13.

Heslop-Harrison J. 1956. Auxin and sexuality in *Cannabis sativa*. Physiol. Plant., 4 : 588. — 1957. The experimental modification of sex expression in flowering plants. Biol. Rev., 32 : 38. — 1963. Sex expression in flowering plants.Brookhaven Symp. Biol., 16 : 109.
Köhler D. 1964. Veränderung des geschlechts von *Cannabis sativa* durch gibberellinsäure. Ber. Deutsch. Bot. Gesell., 78 : 275.
Letham D. S., M. W. Williams. 1969. Regulators of cell division in plant tissues. VIII. The cytokinins of the apple fruit. Physiol. Plant., 22 : 925.
Mohan Ram H. Y., V. S. Jaiswal. 1970. Induction of female flowers on male plants of *Cannabis sativa* by 2-chloroethane phosphonic acid. Experientia, 26 : 214. — 1972. Induction of male flowers on female plants of *Cannabis sativa* and its inhibition by abscisic acid. Planta, 105 : 263.
Mothes K. 1964. The role of kinetin in plant regulation. In: Regulateurs naturéls de la croissance végétale. 5-th Intern. Conf. on Plant Growth Substances, C. N. R. S., Paris : 597.
Mothes K., L. Engelbrecht, O. Kulajewa. 1959. Über die Wirkung des Kinetins auf Stickstoffverteilung und Eiweiβsynthese in isolierten Blatten. Flora (Jena), 5 : 445.
Van Staden J. 1973. An evaluation of techniques used for extracting endogenous cytokinins from plant material. J. S. Afric. Bot., 39 : 261.
White Ph. R. 1946. Cultivation of animal tissues in vitro in nutrients of precisely known constitution. Growth, 10 : 231.

Институт физиологии растений АН СССР,
Москва,
Пензенский государственный
педагогический институт.

Получено 14 VIII 1979.

SUMMARY

Experimental data obtained in experiments with intact plants and isolated cultures, anatomical studies and analysis of biological activity of cytokinins and gibberellins led to conclusion, that sex determination in plants is controlled by genetic apparatus, whereas its expression is connected with the role of organs and phytohormones synthesized in them.

It is supposed, on the basis of experiments with inhibitors of nucleic metabolism, that the effect of growth regulators on sexualization of plants is connected with changes in genetic apparatus activity.

УДК 93/99 : 581.9+581.524.4 (571.61/.64)

Е. Г. Бобров

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ НОВЕЙШЕЙ ИСТОРИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

E. G. BOBROV. SOME FEATURES OF THE MODERN HISTORY OF FLORA AND VEGETATION OF THE SOUTHERN PART OF THE FAR EAST

Суровый климатический режим четвертичного времени и начала голоцена вызвал вытеснение уже обедненных неморальными видами лесов и замену их на севере бореальной хвойной тайгой, которую представляли багульниковые лиственничники из *Larix kamtschatica* и *Ledum hypoleucum* и ельники из *Picea ajanensis*. В среднем голоцене в связи с деградацией вечной мерзлоты началось быстрое продвижение на восток лесов, сложенных евросибирскими видами, приведшее к вытеснению лесов дальневосточных. Сибирские багульниковые лиственничники из *Larix gmelinii* и *Ledum palustre* стали вытеснять дальневосточные, что отражается интрогрессивной гибридизацией их доминантов с образованием многочисленных форм *Larix*×*maritima* и *Ledum*×*macrophyllum*. Сибирские ельники из *Picea obovata* начали теснить на востоке ельники из *P. ajanensis*, что привело к гибридной интрогрессии этих видов *Picea* и гибридизации *P. obovata* с другими видами на крайнем Юго-Востоке. Остепненные сосняки, образованные евросибирской сосной *Pinus sylvestris*, продвигаясь на восток, достигли южного Приморья, где стали вытеснять сосняки из корейско-японской сосны *P. densiflora*, образовав при этом гибридную *P.* ×*funebris*. Со второй половины голоцена началось проникновение в Южное Приморье и некоторых степных видов из Забайкалья и Монголии.

Южная часть Дальнего Востока лежит в области умеренно холодного климата тихоокеанского муссона. Климатическая обстановка определяется здесь более всего тем, что в северной части Тихого океана находится климатообразующий центр с громадной площадью холодных океанических вод и холодных течений, омывающих побережья приморских областей. Особую суровость климата здесь создает восточносибирский антициклон с зимними муссонами, приносящими сухой холод из Восточной Сибири, где господствует режим континентальной страны, в сущности сохраняющей и ныне обстановку ледникового времени. Суровый климат вызвал в приморских областях смещение растительных зон так далеко на юг, что на широте Ленинграда здесь расположена зона лесотундры, на широте Киева — темнохвойная тайга, а положение Владивостока с его хвойно-широколиственными лесами соответствует зоне пустынь Средней Азии.

Чрезвычайная пестрота растительности Маньчжурской флористической области, сложившейся в этой климатической обстановке, отражает сочетание в условиях горной страны элементов бореальной хвойной тайги и неморальных хвойно-широколиственных лесов.

Следует указать на то, что этот климатический режим приморских областей Дальнего Востока сложился относительно недавно. Его возникновение связано с бурными проявлениями тектонических процессов в северо-западной части Тихого океана, приведших к повсеместной океанической трансгрессии, которую рассматривают (Линдберг, 1972, с. 223—224) как конец плиоцена и начало четвертичного времени с характерными для него неоднократными климатическими переменами и с небольшими на Дальнем Востоке оледенениями.

Доказаны чрезвычайная молодость краевых морей — Берингова, Охотского, Японского, Желтого и Южнокитайского — и простирание еще в конце плиоцена суши восточнее Японских островов и южнее Алеутской гряды. Геологи указывают на то, что и на месте Охотского моря до конца плиоцена существовала суша, которую называют Охотией. Заполнение впадины Японского моря произошло, как полагают (Наливкин, 1960, с. 39), не раньше голоцена. Островные дуги, ныне обрамляющие континент Азии, окончательно отделились в четвертичное время и в голоцене в связи с расширением впадин внутренних морей (Синицын, 1962, с. 200), с погружением в море прибрежных территорий и самих островных дуг.

Распространение участков растительности горной тайги на Сахалине, на южных Курильских островах и на п-ове Корея вполне согласуется с палеогеографическими данными. Этим подтверждается тот факт, что в прошлом была возможность непосредственной связи этих территорий с континентом по окружающим Японское море горам. Нарушенная в раннем плейстоцене тесная связь Сахалина с континентом была восстановлена в самом конце плейстоцена (Никольская, 1969, с. 51, 52), что вновь открыло на тысячелетия возможности для обмена растениями острова и континента. Регрессия Охотского моря в одну из фаз ледникового времени была такой значительной, что площадь его, как сообщает В. В. Никольская (1969), была тогда вдвое меньше современной. В это время бо́льшая часть Сахалина была спаяна с континентом, как и Шантарские острова, от которых береговая линия отошла тогда более чем на 200 км. И эти факты хорошо отражаются некоторыми чертами современного растительного покрова. Погружение значительных участков суши в океан, изменение очертаний береговой линии, образование краевых морей с последующим провальным углублением их, чередование океанических трансгрессий и регрессий, восстановление и разрыв связей островов с континентом оказывали со своей стороны большое влияние на климатический режим южной части Дальнего Востока, с каковым были связаны формирование и развитие растительного покрова, его многократные изменения и смены. Очень значительным фактором при этом были изменение и даже смещение степени континентальности территории в связи с бо́льшим или меньшим проникновением на запад, в глубь континента, влияния летнего океанического муссона. Последнее в очень значительной степени было вызвано и явлением, которому все еще не придают должного значения.

Речь идет о том, что при изучении ледниковых проявлений в районе Пекина (Наливкин, 1960, с. 37) было установлено, что область оледенения опустилась здесь в голоценовое время в океан «не менее чем на 2000—3000 м и что вся область опускания охватила обширную площадь». Несомненно, конечно, что эта площадь включала севернее немалую часть советского Приморья и что опускание в какой-то мере проявилось и западнее, в значительном отдалении от современной окраины континента. Вся область опускания была так велика, что только на юге она превышала площадь Желтого моря, охватывая нижнюю часть течения р. Хуанхэ, некогда впадавшей в море за японской островной грядой. Глубины мелководного Желтого моря на большей его части очень невелики — они составляют всего 50—200 м и только на востоке ограничиваются провальными участками. Дно мелководной части моря сложено четвертичными отложениями, что свидетельствует о совсем недавнем его образовании.

Глубокое опускание окраины континента с обширной океанической трансгрессией привели в дальневосточном Приморье не только к общим климатическим переменам, но и к смещению горных климатических поясов, что проявилось в смещении по горному профилю и поясов растительного покрова.

Климатические условия в плейстоцене отнюдь не были неизменными. Напротив, потепления и похолодания в Приморье чередовались четырехкратно. Насколько велик был размах температурных колебаний на про-

тяжении плейстоцена, можно судить на основании данных для Нижнего Приамурья (Сохина и др., 1978), из которых следует, что среднегодовая температура самой теплой эпохи раннего плейстоцена составляла плюс 6°, а самой холодной, в позднем плейстоцене — минус 6°. Те же авторы различают в раннем и среднем плейстоцене по одному похолоданию, а в позднем — два.

В периоды похолодания распространялись лиственничные и березовые леса и редколесья, болота — мари и ерники, тогда как широколиственные элементы лесов отступали к югу или сохранялись лишь в убежищах. В позднем плейстоцене в Нижнем Приамурье растительность носила характер североохотской лесотундры. При потеплениях расширялось распространение широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Расчлененный рельеф Приморья обеспечивал сохранение элементов широколиственных лесов в убежищах, в связи с чем на протяжении плейстоцена здесь не было полного уничтожения широколиственных лесов.

Новейшие исследования (Сохина и др., 1978) довольно обстоятельно, хотя может быть и не очень ярко, из-за ограниченности пыльцевых данных, характеризуют смены растительного покрова, протекавшие на протяжении плейстоцена в Нижнем Приамурье. В начале раннего плейстоцена здесь на юге были распространены широколиственные и хвойно-широколиственные леса с грабом, маньчжурским орехом, буком, липой, зубчатым дубом, бархатом и аралиевыми, из хвойных здесь были пихта, ель и корейский кедр. Южнее, в Приморье, эти леса были еще более богатыми. В середине раннего плейстоцена в Приамурье господствовали елово-пихтовые леса с корейским кедром и более скромным набором широколиственных пород (дуб, лещина), среди которых граб, орех и ильм были редкими. Выше по горному профилю располагались лиственничники и даже кедровый стланик, на севере района — березово-лиственничные леса, а на равнинах — мари — сфагновые болота с ерником. Широколиственные леса отступали в собственно Приморье. В конце раннего плейстоцена с ухудшением климатической обстановки елово-пихтовые леса сменились немногим севернее Хабаровска лиственничными и березовыми марями; восточнее, близ морского побережья сложился лесотундровый ландшафт.

С потеплением в среднем плейстоцене севернее Хабаровска развились кедрово-широколиственные леса с березой, а выше в горах — елово-пихтовые. Из широколиственных пород в низкогорьях преобладали маньчжурский орех, липа и лещина. Похолодание во вторую половину среднего плейстоцена привело к образованию к северу от Хабаровска березовых редколесий с остепненными лугами и сфагновыми болотами. В это время в Нижнем Приамурье сложились лесотундровые группировки, а в горах — субальпийские луга и горные тундры.

В начале позднего плейстоцена с потеплением севернее Хабаровска распространились березовые и кедрово-широколиственные леса с участием лещины, бархата и аралиевых. Наступление нового похолодания привело в Нижнем Приамурье к развитию березово-лиственничных редколесий с кустарниковыми тундрами в горах; в северных и приморских частях Приамурья сложилась лесотундра, сходная с современной североохотской. Со вторым позднеплейстоценовым потеплением на юге Нижнего Приамурья развились елово-пихтовые и лиственничные леса с небольшой примесью широколиственных пород — лещины, монгольского дуба, ильма, клена, липы. В самом конце позднего плейстоцена, в наиболее холодное время, на севере Нижнего Амура распространились луга, лиственничные мари и горные кустарниковые тундры.

Из данного краткого обзора очевидны многократные на протяжении плейстоцена смены растительного покрова в Нижнем Приамурье и на прилежащих территориях и широкий размах изменения растительности по экологическому профилю от чрезвычайно богатых видами широколиственных лесов до ерниковых тундр и лиственничных марей с мерзлотными грунтами.

Мы видим, таким образом, что в плейстоцене на Дальнем Востоке происходили события, вполне сопоставимые с теми, которые были в Западной Сибири и в Европе, и что даже масштаб смещения зональных типов растительности по меридиану здесь едва ли уступал таковому в Западной Сибири, где он превышал 1 тыс. км. Существующие в литературе представления о том, что развитие растительности Маньчжурской флористической области протекало в плейстоцене в спокойной преемственности и проявлялось лишь в некотором обеднении ее неогенового состава, должны быть решительно отвергнуты.

Обращаясь к прежней растительности Сахалина, который, как известно, был в конце плейстоцена слит с континентом, следует предполагать, что смены растительного покрова протекали здесь сходным образом. Сводный пыльцевой анализ (Александрова, Белецкая, 1965), проведенный для Поронайской депрессии в заливе Терпения, показал, что изменение состава флоры проявлялось здесь более всего за счет выпадения наиболее теплолюбивых видов. К середине плейстоцена из флоры Сахалина выпали липа, клен, илекс, тсуга.

Здесь уместно заметить также, что находка остатков мамонта на континенте в районе Комсомольска-на-Амуре характеризует природную обстановку этого района в конце плейстоцена. Может быть, к этому времени можно отнести распространение мамонта на юг до Японии, что могло быть легко осуществлено через Сахалин, тесно спаянный тогда с континентом, а на юге слитый с южными Курильскими островами и северояпонским о. Хоккайдо. По данным Н. А. Хотинского (1977), на Сахалине в конце ледниковой эпохи, когда могла происходить эта миграция, растительность имела облик кустарниковой лесотундры, что указывает на значительность похолодания в тот период. Распространение лесных формаций началось здесь только с послеледникового времени, т. е. около 10 300 лет назад. К сказанному следует добавить, что остатки мамонта известны также и из китайской Маньчжурии.

Как ни короток был послеледниковый период в развитии растительного покрова, но и с ним связаны немалые события. Данные, относящиеся к голоцену приморских областей Дальнего Востока, основаны на изучении немногих торфяников и наиболее полно отражены в работе М. И. Нейштадта (1952). Небольшая его статья о корейском кедре на советском Дальнем Востоке стала отправной в развитии современных представлений о новейшей истории растительности этой страны. Сущность указанной публикации заключается в том, что корейский кедр в плейстоцене был распространен за пределами советского Дальнего Востока и расселился по нашей территории с юга на север до современных пределов лишь в течение голоцена. Автор, отмечая этапы этого расселения, разделил голоценовое время на четыре периода. Более обстоятельно Нейштадт (1957) сообщил об этом кедре в исследовании голоценовой истории наших лесов. Здесь утверждается, что корейский кедр не является реликтом третичной флоры и что он распространился на север, вытесняя широколиственные породы, и в особенности монгольский дуб. В расселении кедра Нейштадт различил следующие этапы. В древнем голоцене северная граница кедра достигала южного берега оз. Ханко, в раннем голоцене она проходила севернее озера; в среднем голоцене граница кедра достигла устья р. Уссури; в позднем голоцене продолжалось дальнейшее его расселение, не прекратившееся и в настоящее время.

В дальнейшем все исследователи, занимавшиеся историей растительного покрова Дальнего Востока, полностью приняли мнение Нейштадта о совсем недавней миграции этого кедра на север и разделении голоцена на четыре временных отрезка. В недавней публикации И. Ф. Удры (1975а, б) все это также учитывается, причем даже отрицается ценотическая связь корейского кедра с компонентами широколиственных лесов. Косвенное подтверждение голоценовой миграции кедра с юга Удра находит в том факте, что в ледниковое время во флоре Сахалина этот вид отсутствовал, и это было связано с его более поздним распространением на севере.

Внимание исследователей к корейскому кедру вызвано тем, что этот вид издавна считается важнейшим элементом маньчжурской флоры и даже рассматривается как ее эмблема.

Заключение Нейштадта о расселении корейского кедра в Приморье основывается на определениях пыльцы из немногих торфяников. Руководством для определения пыльцы послужило в данном случае специальное исследование морфологии пыльцы сосен, проведенное тогда М. Х. Моносзон-Смолиной (1949). Этой работой было показано, что различение видов сосен по пыльце является делом очень трудным.[1]

Заметим, что таким оно остается и до настоящего времени. В недавней работе Л. А. Куприяновой и М. В. Литвинцевой (1974) было показано, что различение кедровых сосен по пыльце трудно даже у современных видов и что для этого необходимы большой материал из разных местообитаний и его биометрическая обработка.

Надо сказать, что у нас нет уверенности в правильности определений пыльцы, на которые опирался М. И. Нейштадт, и мы полагаем, что в своих выводах он более всего руководствовался интуицией. В работе 1957 г. он сам несколько раз отмечал трудность различения сосен по пыльце.

Мы полагаем, что в голоценовых отложениях дальневосточного Приморья могла находиться пыльца и корейского кедра, и кедрового стланика, и корейско-японской сосны *Pinus densiflora*, а в позднеголоценовых отложениях — и пыльца евразиатской *P. sylvestris*. Таким образом, ошибки в определении пыльцы видов сосен из торфяников Приморья были вполне возможны. Упомянутые авторы (Сохина и др., 1978) полагают, что голоценовое время охватывает приблизительно 12 тыс. лет и оно может быть разделено на четыре периода: древний голоцен (12 000—9800 лет назад) — время мелколиственных лесов и отсутствия корейского кедра; ранний голоцен (9800—7700 лет — бореальный период) — время смешанных лесов со значительной примесью широколиственных пород и почти полным отсутствием корейского кедра; средний голоцен (7700—2500 лет — атлантический и суббореальный периоды) — широколиственные леса с монгольским дубом, с появлением на юге корейского кедра и с развитием на севере еловых лесов; поздний голоцен (2500—0 лет — суббореальный и субатлантический периоды) — хвойно-широколиственные леса с корейским кедром в Приморье и на Среднем Амуре и елово-пихтовые леса с широколиственными породами на севере.

Итак, мы видим, что и в голоцене на протяжении нескольких тысячелетий происходили неоднократные смены и общее изменение характера растительного покрова, сопоставимые с таковыми на западе Евразии. В дополнение к сказанному укажем на то, что, по данным Д. Д. Соловьева и Г. Г. Зданской (1962), сводная пыльцевая диаграмма голоценовых отложений средней и южной частей Сахалина показывает, что вслед за

---

[1] Здесь уместно сказать о том, что к публикациям с определениями ископаемой пыльцы следует относиться очень осторожно. Эти определения часто основаны на ошибочных новоописаниях или на ошибках в определении современных видов. Укажем для примера на ошибки, относящиеся к некоторым дальневосточным хвойным. На Камчатке показывают распространение *Abies gracilis* в плиоцен-плейстоценовых отложениях. Такого вида, однако, нет вообще; он был описан ошибочно, а пихта, растущая и ныне близ Семячикского озера у Кроноцкого залива, представлена сахалинским видом — *A. sachalinensis*, некогда занесенным туда камчадалами, как была занесена на Камчатку и *Larix kamtschatica*, ныне уже исчезнувшая. На Камчатке показано распространение в голоцене и *Picea kamtschatkensis*. Вид этот был тоже ошибочно описан. На полуострове ель представлена в действительности только аянским видом — *P. ajanensis*.

Еще один пример: на протяжении десятилетий во всех пыльцевых диаграммах, относящихся к Дальнему Востоку, указывают ели из секции *Omorika*. В действительности ели, охватывающие северную часть Тихого океана, составляют секцию *Casicta*, а ели из секции *Omorika* в этой области решительно отсутствуют. Ошибочное отнесение их к «Оморикам» имеет своим основанием только то, что в обзоре рода *Picea* у Пильгера в 1926 г. секционное название *Casicta* было случайно пропущено.

эпохой верхнечетвертичного оледенения, которой отвечал ландшафт лесотундры, пришло голоценовое время, разделенное на три эпохи: нижний голоцен (раннее послеледниковье) охарактеризован пихтово-еловыми и березовыми лесами; средний голоцен (климатический оптимум) — пихтово-еловыми лесами с участием широколиственных пород; верхний голоцен (современный) — теми же темнохвойными лесами, но с участием березы. По заключению Н. А. Хотинского (1977), позднеледниковое время и на Камчатке характеризовалось распространением кустарниковой лесотундры с ольховым и кедровым стлаником и кустарниковыми видами берез. Хвойные леса Камчатки молоды, и развитие их началось с середины позднего голоцена, т. е. с суббореального периода (по мнению Хотинского, 4400—5000 лет назад).

Из обзора смен растительного покрова в приморских областях на протяжении четвертичного и послеледникового времени мы можем заключить, что смены эти были и очень значительны, и многократны. Изменение растительности проявилось здесь не только в постепенном выпадении теплолюбивых представителей неогеновой флоры, но и в появлении новых элементов, ранее этой флоре совершенно чуждых. Дело в том, что с начала четвертичного времени усилилось миграционное давление видов, слагавших таежные леса бореального типа и верхнегорного пояса. Создается впечатление, что первоначально оно шло с юго-востока и только в самом конце указанного времени проходило из антициклонических областей континентальной Сибири и даже прямо с запада. Давление это усиливалось при каждом похолодании и ослабевало с каждым потеплением. Особенно много флористических новинок достигло приморских областей в послеледниковое время, за последние 10—12 тыс. лет, что значительно изменило облик растительного покрова, придав ему современные черты и свидетельствуя о его молодости.

Ареал даурской лиственницы *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. из междуречья Енисей—Лена—Алдан простирается на юг и по Большому Хингану достигает южной Маньчжурии, а на юго-востоке ограничивается долиной Буреи и, по-видимому, не доходит до Буреинского хребта. В то же время ареал южносахалинско-южнокурильского вида *L. kamtschatica* (Rupr.) Carr. охватывает Южный Сахалин и южные Курильские о-ва. До недавнего времени, однако, полагали, что в Хабаровском крае, на большей части Приморского края и на Северном Сахалине распространены даурская лиственница и еще какие-то неясные формы. Нашими исследованиями (Бобров, 1972а, 1978) было показано, что на всем этом пространстве на протяжении 600—700 км по долготе и на 1000—1300 км по широте лесообразователями являются гибридные формы этих видов, которые следует называть *Larix*×*maritima* Sukacz.

Интрогрессивная гибридизация, или гибридное смешение, *L. gmelinii* и *L. kamtschatica* проходила при заселении этих территорий в последние фазы плейстоцена и в первую половину голоцена. Заметим, что к этому времени относится океаническая регрессия, когда и Шантарские острова, и Северный Сахалин были спаяны с континентом. Гибридная лиственница *Larix*×*maritima* при расселении на юг гибридизировала с остаточными популяциями некогда широко распространенного в Приморье вида *L. olgensis* A. Henry, тем самым образовался комплекс гибридных форм, для которых приоритетным является название *Larix*×*lubarskii* Sukacz. Этот лесообразователь представляет собою тройной гибрид (*L. gmelinii*× ×*L. kamtschatica*×*L. olgensis*), он слагает небольшие насаждения в Приморье, южнее 45° и на прилежащих территориях Северо-Восточного Китая и Северной Кореи.

Есть некоторые основания предполагать, что в районе Аяна и даже южнее по Прибрежному хребту распространена лиственница, являющаяся продуктом гибридного смешения крайне южных популяций *L. cajanderi* Mayr и *L. kamtschatica*. Напомним, что черты последней очень заметны у лиственницы Шантарских островов.

Итак, мы можем заключить, что в Хабаровском и Приморском краях, на юге Амурской и на севере Сахалинской областей лесообразователями в лиственничниках выступают следующие гибриды: *Larix×maritima*, *Larix×lubarskii*, *L. cajanderi×kamtschatica*. Материнские виды этих гибридов — *L. kamtschatica*, *L. gmelinii*, *L. olgensis* и *L. cajanderi* — представляют четыре формации лиственничников — южносахалинско-южнокурильскую, даурскую, ольгинскую и колымскую.

Эти лиственничные формации начали смешиваться на указанной территории с улучшением климатической обстановки в самом конце четвертичного времени. Интрогрессивная гибридизация видов-эдификаторов этих формаций и свидетельствует об их фактическом смешении.

Создается впечатление, что первоначально для южносахалинско-южнокурильской формации условия здесь были более благоприятны. Гибридное влияние *L. kamtschatica* проявляется здесь очень широко, оно простирается до Буреи на западе, до Шантарских островов и Аяна на севере и до Северной Кореи на юге. Надо заметить, что и гибридное влияние *L. gmelinii* распространяется на большую часть той же территории, но связано оно с более поздним временем.

Ранее мы (Бобров, 1972б) неоднократно писали о том, что интрогрессивная гибридизация доминантов, представляющих разные формации, отражает смешение и последующее вытеснение одной формации другою; писали и о том, что в интрогрессию при этом вступают не только доминанты-эдификаторы, но и кодоминанты и другие ценотически подчиненные виды. Для примера сообщим здесь об участии в этом процессе одного из кодоминантов.

Известно, что одной из очень распространенных формаций в Восточной Сибири являются багульниковые лиственничники, представленные кодоминантами — *Larix gmelinii* и *Ledum palustre* L. Распространение этой формации на Юго-Востоке, в Приморье, не выходит за пределы бассейна Зеи. В то же время на значительной части Сахалина и прилежащей части Приморья багульниковые лиственничники представлены другим видом лиственницы — *Larix kamtschatica* и другим видом багульника — *Ledum hypoleucum* Kom.

Обширные пространства восточнее бассейна Зеи, протянувшиеся от Аяна на севере до высокогорий Южного Сихотэ-Алиня на юге, покрыты в соответственных местообитаниях багульниковыми лиственничниками, видовая принадлежность доминантов которых неопределенна.

Как было показано, почти на всей этой территории доминантом в лиственничниках является гибридная *Larix×maritima*, многочисленные формы которой представляют собой продукт интрогрессивной гибридизации западной *L. gmelinii* и сахалинской *L. kamtschatica*. При этом на юге Приморского края *Larix×maritima* вступает в интрогрессию еще с *L. olgensis*, образуя *Larix×lubarskii*.

Кодоминантом в багульниковых лиственничниках выступает здесь гибридный же багульник *Ledum×macrophyllum* Tolm., описанный (Толмачев, 1953) как самостоятельный вид. Этот гибридный багульник является продуктом гибридной интрогрессии западного *L. palustre* и приморско-сахалинского *L. hypoleucum*.

Здесь нет необходимости излагать подробности номенклатурной истории дальневосточных багульников. Достаточно сказать, что после 1915 г. в важнейших общих и региональных флористических работах, касающихся Дальнего Востока, все авторы так или иначе отмечали гибридизацию багульников на Сахалине, в Приморье и в Приамурье.

Сказанное позволяет заключить, что багульниковые лиственничники Дальнего Востока являются результатом смешения двух формаций и вытеснения одной из них другою, что хорошо отражается интрогрессивной гибридизацией их кодоминантов. Здесь уместно заметить, в частности, что изучение гербариев дает основание предположить, что восточный *Ledum hypoleucum* «поглощается» в процессе интрогрессии западным видом *L. palustre*.

Смешение и смена этих формаций отражают события голоценового и, может быть, даже совсем недавнего времени. Однако смены их, возможно и более значительные, происходили неоднократно и в плейстоцене, как это отмечено в новейших публикациях (Сохина и др., 1978). Напомним, что лиственничные мари севернее территории нынешнего Хабаровска появились еще в конце раннего плейстоцена. В конце среднего плейстоцена здесь опять был сходный с лиственничниками ландшафт лесотундры, в начале позднего плейстоцена здесь сложились лиственничные редколесья и тундры; в самое холодное время, т. е. в конце позднего плейстоцена, здесь вновь были лиственничные мари и горные тундры.

Заметим, что в это последнее время растительность Сахалина была представлена кустарниковой тундрой. Напомним также, что Сахалин был спаян с континентом и в раннем плейстоцене и в самом конце его, а также на протяжении значительной части голоцена. Последняя связь на тысячелетия обеспечила возможность для общего формирования растительности и для миграционного обмена отдельными видами на этих территориях.

Обсуждая здесь проявление интрогрессивной гибридизации на Дальнем Востоке, следует заметить, что оно отнюдь не всеобще и каждый случай гибридизации должен быть специально исследован. Дело в том, что явления гибридизации в природе очень многообразны, вызываются разными причинами и проявляются по-разному. Для примера можно указать на то, как в Приморье проходит гибридизация в роде *Alnus*.

Здесь широко гибридизируют японский вид *A. japonica* (Thunb.) Steud. (ареал — южное Приморье, прилежащая часть Маньчжурии, п-ов Корея, о. Кунашир из Курильской гряды и Япония) и северосибирский *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. Оба вида относятся к разным секциям рода и в сущности принадлежат разным флорам. Гибриды этих видов на юге Приморского края так многочисленны и многообразны, что были неоднократно описаны. Отсюда были установлены в ранге отдельных видов *A. tinctoria* Sarg., *A. mayrii* Call., *A. nikolskensis* Mandl., *A. alissoviana* Mandl.; все они, однако, являются лишь гибридными формами указанной пары видов. Число гибридных экземпляров в коллекциях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, происходящих из южного Приморья, не уступает числу образцов, которые без сомнения определены[2] как *A. hirsuta* и *A. japonica*.

Казалось бы, картина ясна — здесь имеет место явление гибридной интрогрессии. Такой вывод, однако, был бы ошибочным. Мы полагаем, что здесь происходит гибридизация иного характера, которую все еще мало замечают, хотя она отнюдь не редка. Эта гибридизация связана с разрушением экологических ниш. Дело в следующем. Оба вида ольхи, о которых идет речь, занимают разные местообитания, относясь при этом к различным лесным формациям. В естественном растительном покрове и тот и другой виды, занимая свои определенные экологические ниши, в немалой степени изолированы, почему и не гибридизируют. Разрушение естественной растительности в связи с деятельностью людей приводит к разрушению и экологических ниш, что и открывает возможности для гибридизации этих видов и для закрепления их потомков на территориях, где естественная растительность истреблена и где ранее для гибридов места не было. Этим явлением и может быть объяснен тот факт, что на сравнительно небольшой территории одновременно произрастают и материнские виды и их гибридные производные.

Здесь уместно обратить внимание на две другие ольхи, лучше сказать, на два ольховника (Черепанов, 1956), в области контакта которых, как нам кажется, происходит гибридная интрогрессия. *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar распространена от северо-востока европейской части СССР до Забайкалья и севера Восточной Сибири. *Duschekia maximowiczii* (Call.)

---

[2] Весь коллекционный материал определен монографом рода *Alnus* С. К. Черепановым.

Pouzar ныне расселена от южной Охотии с Шантарскими островами, по Приморью, Сахалину, по южным Курильским островам, по Японии и п-ову Корея. Этот вид связан с природными условиями, отвечающими багульниковым лиственничникам. Собственно то же можно сказать и о *D. fruticosa*, которая на севере Восточной Сибири связана с аналогичным растительным ландшафтом багульниковых лиственничников, сложенных, однако, западными видами. Некоторые материалы с севера Зее-Буреинского и из Удского районов, принятых во «Флоре СССР», дают основание предполагать возможность гибридной интрогрессии этих видов ольховника.

На Дальнем Востоке как лесообразователи выступают четыре вида ели (*Picea*), важнейшими из которых является ель аянская *P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. Ареал ее простирается на обширную территорию к востоку от 122° в. д. и 58° с. ш., охватывая крайний юго-восток Якутии, Амурскую обл., Хабаровский и Приморский края, Сахалинскую обл. с южными Курильскими островами и центральную Камчатку. За пределами СССР ареал этой ели простирается на Северо-Восточный Китай, п-ов Корея и японский о. Хоккайдо.

Ареалы других елей на советском Дальнем Востоке невелики. *P. koraiensis* Nakai, распространенная на п-ове Корея и на крайнем юго-востоке Маньчжурии, в СССР расселена только на юге Приморского края. Ареал *P. glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. лежит вне континента и охватывает Южный Сахалин, о. Кунашир в Курильской гряде и японские острова Хоккайдо и Хонсю.

Распространение *P. obovata* Ledeb. в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке все еще неясно. На своей северной границе она достигает Охотского побережья на 58°, на юге граница через Верхний Амур переходит по Большому Хингану в Маньчжурию, а восточные пределы этого вида в Приамурье и в Хабаровском крае все еще неясны. Эта ель на крайнем востоке встречается рассеянно и в сущности не является лесообразователем. Расселение на восток сибирской ели, как и обыкновенной сосны и сибирской пихты, относится к недавнему времени и может быть поставлено в связь с отступлением границы вечномерзлых грунтов к северу в послеледниковое время.

С расселением сибирской ели на восток она начала внедряться в формацию аянских ельников и вступила в непосредственный контакт с аянской елью. Впервые еще в 1961 г. мною были замечены некоторые отличия образцов сибирской ели с Верхнего Амура. Тогда же и было высказано предположение о том, что здесь, на восточном пределе распространения, сибирская ель вступила в интрогрессивную гибридизацию с елью аянской. Позднее было замечено, что это явление происходит и восточнее — в бассейне южных притоков Алдана.

В работе по систематике елей (Бобров, 1971) было высказано предположение о том, что и описанная Накаем из Маньчжурии *Picea mandshurica* Nakai является продуктом интрогрессии *P. obovata* и *P. koraiensis*. Предполагалось также, что три вида *Picea*, описанные из Северной Кореи в 1941 г. — *P. tanaicensis* Nakai, *P. pungsanensis* Uyeki ex Nakai и *P. intercedens* Nakai, также порождены интрогрессивной гибридизацией. Диагнозы этих видов не дают достаточного представления об их действительных различиях между собой и возможности отличения от *P. koraiensis*. Заметим, что видовой эпитет одной из этих елей — *intercedens* (промежуточная) — тоже может указывать на интрогрессию. У нас нет уверенности в том, что партнером *P. koraiensis* в этой интрогрессии была *P. obovata*, так как нет данных об ее истинной границе на крайнем юго-востоке ареала. Не исключено, однако, что *P. koraiensis* вступает в интрогрессию с *P. ajanensis*. Следует заметить, что описанная В. Н. Васильевым ель *P. komarovii* V. Vassil. очень близка к аянской и подобно трем «видам» Накая, по нашему мнению, тоже является плодом интрогрессии. Васильев показал распространение этой ели в южном Приморье и на прилежащих зарубежных территориях.

Все сказанное о елях, распространенных на Дальнем Востоке, не очень доказательно и требует, конечно, специальных исследований. Для нас интрогрессивная гибридизация елей на Дальнем Востоке, в особенности сибирского и аянского видов, несомненна. Однако и она требует особого изучения.

При обсуждении явления интрогрессии с А. И. Ирошниковым я получил совет: с бо́льшим вниманием отнестись к описанию растительности Сибири в известном отчете о путешествии акад. А. Ф. Миддендорфа, что я и сделал и нашел там замечательную информацию. Миддендорф (1867, с. 512) в 1845 г. на маршруте от Удского острога на Иркутск обратил внимание на такое явление: «в стране слияния Буреи с Ниманом. . . заметил, что кроме елей сибирской и аянской и пихты. . . мне попадался должно быть еще особый вид, которого я до тех пор не отмечал; да и те три вида являлись с видоизменениями и с какою-то новою примесью. . . я отмечал разности в строении и расположении листьев, которым нашел подтверждение и дальше к западу при впадении Инкани в Силимджи».

Миддендорф высказал при этом сожаление о том,что у него не было шишек этих видов елей. Здесь же в подстрочном примечании он описал четыре формы листьев-хвоинок этих елей и поместил изображения их поперечных срезов. Не приходится сомневаться в том, что Миддендорф в 1845 г. заметил в указанных местах Амурской обл. проявление интрогрессивной гибридизации между сибирской и аянской елями, о чем я предположительно высказался в 1961 г.

В настоящее время привлекают внимание совершенно неожиданные сведения, появившиеся в печати (см.: Бобров, 1978) о том, что китайские авторы обнаружили гибридизацию пихт: сибирской *Abies sibirica* Ledeb. и почкочешуйной *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim. в северной Маньчжурии, а именно в Хэйлуньцзянской провинции Китая — в районе, примыкающем к Среднему Амуру. Гибридная пихта *Abies×sibirico-nephrolepis* Taken et Chien, формально описанная в 1957 г., образует здесь леса вместе с широколиственными породами и родительскими видами.

Сообщение это неожиданно, так как указанный район находится приблизительно на 800 км восточнее предполагаемой границы *A. sibirica* и на таком же расстояние от западной границы дальневосточной *A. nephrolepis*. Следует, однако, заметить, что мы имеем очень мало сведений о действительном распространении растений в Маньчжурии. Аналогичных сведений недостаточно у нас и по Амурской и Нижнеамурской областям. Было бы крайне важно провести исследования и на левом берегу Амура.

Сосновые леса на водораздельных плато характерны в Восточной Сибири для южной тайги, и простираются они до Среднего Амура, где распространение сосны на восток связывается более всего с потеплением в послеледниковое время. Сосна обыкновенная расселялась одновременно и в Северо-Восточном Китае, где по Малому Хингану достигла р. Сунгари, и продвинулась далее на восток до оз. Ханка, внося новый и ранее совершенно чуждый элемент во флору Дальнего Востока. Здесь на юге Приморского края она вступила в интрогрессию, гибридно смешавшись с японско-корейской сосной *Pinus densiflora* Siebold et Zucc., естественно распространенной у нас только на крайнем юге Приморья.

Гибридные формы этих видов были описаны в 1901 г. В. Л. Комаровым в ранге самостоятельного вида *Pinus×funebris* Kom. Они совсем недавнего происхождения, и образование их может быть отнесено ко второй половине голоцена. Гибридная сосна *Pinus×funebris* образует на юге Приморья (Урусов, 1974; Бобров, 1978) остепненные с примесью монгольского дуба насаждения, сходные по облику с формацией сосняков, слагаемых японско-корейским видом *P. densiflora*. Насаждения эти простираются на 400—500 км на юге Приморья и на прилежащих зарубежных территориях.

Миграционный путь через Маньчжурскую низменность был основным для проникновения в Приморье элементов растительного покрова забайкальских и монгольских степей. Эта обширная часть Северо-Восточного Китая в плейстоцене и даже в значительной части голоцена была обле-

цена. Свидетельством этому является ее современная растительность, покрывающая Большой и Малый Хинган. Лиственничные леса сибирско-даурского типа из даурской лиственницы, обыкновенной сосны и березы простираются на юг по Большому Хингану до 46° с. ш. После небольшого перерыва в южных отрогах хребта они и в настоящее время прослеживаются значительно южнее.

Остатки горных хвойных лесов занимают в Китае три участка в южной части провинций Жехол и Чахар и в северной части провинции Шанси. В Чахаре они распространены только на двух наиболее возвышенных участках гор, выше 2100 м над ур. м. (верхний предел распространения — на высоте 2500 м). Особое внимание здесь обращает на себя лиственница, представленная громадными старыми деревьями. Эта лиственница крайне близка к даурской *Larix gmelinii* и от нее едва отличается в ранге самостоятельного вида *L. principis-rupprechtii* Mayr. Ниже остатков лиственничников расположен пояс елово-пихтового леса из китайских видов ели и пихты (Wang, 1961). Указанный разрыв Большого Хингана обязан долине р. Шара-Мурэн и другим правым притокам р. Ляохэ, несущей воды в Ляодунский залив Желтого моря; разрыв этот относится, очевидно, к недавнему времени. Эти долины можно рассматривать как естественные пути для южных миграций с запада на Маньчжурскую равнину многих растений пустынно-степной флоры, образовавших здесь ландшафт лесостепи и остепненных лугов, откуда и шло их расселение на восток в Приморье.

Очень яркое выражение этого можно видеть в остепненности юго-западной части Приморского края и особенно Приханкайской равнины и Суйфунской низменности. Растительный покров этой территории естественно связывается с ксерофитной степного характера растительностью Маньчжурии и далее на запад — со степями Восточной Монголии и Забайкалья. Севернее эта связь прослеживается через Зейско-Буреинскую равнину, через Хэйлуньцзянскую равнину в Северо-Восточном Китае и до Приханкайской низменности. Степные растения создают здесь кое-где травяные ценозы степного облика и очень часто входят в состав остепненных лесов из березы, сосны и монгольского дуба.

С полным основанием Г. Э. Куренцова (1962) называет растительный покров этой части Приморского края «Приханкайская сосново-дубовая лесостепь». Физиономически и по набору видов она сходна с забайкальской и восточномонгольской лесостепью. Куренцова отмечает здесь участки разнотравно-арундинелло-келериевой степи (*Arundinella*, *Koeleria*, *Helictotrichon*, виды *Poa*, *Carex* и т. д.), разнотравно-арундинелловой (*Arundinella*, степные виды *Aster*, *Adenophora*), злаково-разнотравно-пижмовой (*Filifolium sibiricum*) и разнотравно-ковыльной (*Stipa baicalensis*, виды *Roegneria*, *Spodiopogon*). Лесные участки представлены здесь горными сосняками и горными дубняками, часто очень сильно остепненными, с покровом из типчака *Festuca ovina* s. l. На карте растительности Азии (Физико-географический атлас мира, 1964) хорошо очерчены контуры прихинганских пижмовых степей и маньчжурских степей с ковылем, представленных в Северо-Восточном Китае ландшафтом лесостепи и остепненными лугами.

Заканчивая на этом рассмотрение некоторых проявлений интрогрессивной гибридизации видов, что отражает и вытеснение замещающих формаций, мы можем заметить, что все сказанное относится к наиболее молодым для южной части Дальнего Востока лесным формациям, представляющим бореальные флоры, и что явления эти протекали в четвертичное и голоценовое время. Одновременно происходили и дальнейшая деградация неморального комплекса видов неогеновой флоры, уже сильно обедненного к концу плиоцена, а также проникновение на восток элементов флоры степей.

Обеднение растительности южной части Дальнего Востока третичными видами, замещение сложенных ими неморальных формаций таковыми бореальных хвойных лесов, неоднократные и очень значительные смеще-

ния зональных типов растительности то к югу, то к северу в соответствии с климатическими переменами вполне сопоставимы с тем, что происходило в это же геологическое время в Западной Европе и в Западной Сибири.

Эти выводы находятся в противоречии с мнением (Сочава, 1946, с. 314) о том, что хвойно-широколиственный лес Маньчжурской флористической области представляет собой недифференцированную третичную праформацию, находящуюся лишь в начальной стадии сегрегации, несколько обедневшую и незначительно пополненную в четвертичное время бореальными таежными элементами. Мы полагаем, что современная растительность южной части Дальнего Востока очень молода и становление ее относится к голоценовому времени. Некоторая ее «аморфность» связана с ее чрезвычайной молодостью, с тем, что она лишь стабилизируется и что даже сам факт многократного проявления гибридной интрогрессии между видами-доминантами замещающих формаций свидетельствует о недавнем и ныне протекающем смешении их и о вытеснении ими друг друга.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова А. Н., С. В. Белецкая. **1965**. Стратиграфия четвертичных отложений и некоторые вопросы палеогеографии Поронайской депрессии. Сб. статей по геологии и гидрогеологии. М.

Бобров Е. Г. **1971**. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. Нов. сист. высш. раст., 7. — **1972а**. История и систематика лиственниц. Комаровские чтения, XXV. Л. — **1972б**. Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова. Бот. ж., 57, 8. — **1978**. Лесообразующие хвойные СССР.

Куприянова Л. А., М. В. Литвинцева. **1974**. Группа *Cembra* рода *Pinus*, ее объем и связи по палинологическим данным. Бот. ж., 59, 5.

Куренцова Г. Э. **1962**. Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий.

Линдберг Г. У. **1972**. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период.

Миддендорф А. **1867**. Путешествие на север и восток Сибири, 1, IV : 491.

Моносзон-Смолина М. Х. **1949**. К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus*. Бот. ж., 34, 4.

Мурзаев Э. М. **1955**. Северо-Восточный Китай.

Наливкин Д. В. **1960**. Яркая страница геологической истории Азии. Природа, 8.

Нейштадт М. И. **1952**. О корейском кедре на советском Дальнем Востоке как «реликте» третичного времени. ДАН СССР, 86, 2. — **1957**. История лесов и палеогеография СССР в голоцене.

Никольская В. В. **1969**. Палеогеография геоморфологического этапа и современные рельефообразующие процессы. В кн.: Южная часть Дальнего Востока. М.

Синицын В. М. **1962**. Палеогеография Азии.

Соловьев Д. Д., Г. Г. Зданская. **1962**. Стратиграфия голоцена южного Приморья и Сахалина. Информ. сб. ВСЕГЕИ, 52. Матер. по четвертичн. геол. и геоморфол.

Сочава В. Б. **1946**. Вопросы флороценогенеза и филоценогенеза Маньчжурского смешанного леса. Матер. по ист. фл. и раст. СССР, 2 : 283.

Сохина Э. Н., Т. Д. Боярская, А. П. Окладников, В. И. Росликова, А. И. Чернюк. **1978**. Разрез новейших отложений Нижнего Приамурья.

Толмачев А. И. **1953**. К познанию евразиатских видов рода *Ledum* L. Бот. мат. Герб. (Ленинград), 15.

Удра И. Ф. **1975а**. К истории распространения корейского кедра на Дальнем Востоке в голоцене. Изв. АН СССР, сер. геогр., 5. — **1975б**. Тез. докл. XII МБК, 1 : 131.

Урусов В. М. **1974**. Изменчивость генеративных органов *Pinus funebris* Kom. и популяционная структура вида в Приморье. Бот. ж., 59, 8.

Физико-географический атлас мира. **1964**. Карты 110, 111.

Хотинский Н. А. **1977**. Голоцен северной Евразии.

Черепанов С. К. **1956**. Система рода *Alnus* Mill. s. str. и близких к нему родов. Бот. мат. Герб. (Ленинград), 17.

Wang Chi-Wu. **1961**. The Forest of China. Maria Moors Foundation. Publ. ser., 5 : XIV+312.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 V 1979.

SUMMARY

The rigorous climatic conditions of the Quaternary period and the beginning of Holocene forced-out the forests impoverished in nemoral species and substituted them in the North for boreal coniferous taiga which was represented by Lariceta ledosa (*Larix kamtschatica — Ledum hypoleucum*) and Piceeta (*Picea ajanensis*). In the middle Holocene through the degradation of the permafrost, forests consisting of Euro-Siberian species began to advance rapidly to the East; it caused the forcing out of the Far Eastern forests. Siberian Lariceta ledosa (*Larix gmelinii — Ledum palustre*) began to force out the Far Eastern Lariceta ledosa. The process was accompanied by introgressive hybridization of their dominants with the formation of numerous forms of *Larix* ×*maritima* and *Ledum*×*macrophyllum*. Siberian Piceeta (*Picea obovata*) began to drive in the Far Eastern Piceeta (*P. ajanensis*), which led to hybrid introgression of these speceis of *Picea* and to hybridization of *Picea obovata* in the extreme South-East with other *Picea* species. Pineta substepposa, formed by Euro-Siberian *Pinus sylvestris*, advancing to the East, began to force out Pineta (Korea-Japan *P. densiflora*) and form *P.*×*funebris*. Beginning from the second part of Holocene some steppe species of Transbaikal and Mongolia began to penetrate into the Southern part of the Far East.

УДК 581.524.4 (571.61./64)

В. М. Урусов, Л. С. Лауве

О ВЫСОТНЫХ ПОЯСАХ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ФОРМАЦИОННЫХ РЕЛИКТАХ В ПРИМОРЬЕ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЕМ КЛИМАТА И МОРСКОЙ ТРАНСГРЕССИЕЙ

V. M. URUSOV, L. S. LAUVE. ON THE VEGETATION ALTITUDINAL ZONES AND FORMATION RELICTS IN PRIMORIE IN CONNECTION WITH CLIMATIC CHANGES AND TRANSGRESSION OF THE SEA

Приведены сведения о консолидированности видового состава формаций, фрагментах таежных и субальпийских ассоциаций в ценозах неморального ряда, проникновении растений пояса хвойно-широколиственных лесов на верхний предел растительности. Показано, что только инверсией температур и эдафическими причинами нельзя объяснить наличие и распределение интразональной растительности. Подъем высотных поясов, наступление леса на заросли пионерных кустарников, горные тундры и реликтовые каменные пустыни обусловлены изменением климата, вызванным, в частности, и опусканием края материка. Прерывистость ареалов ряда видов и в целом неморальных формаций связывается с морской трансгрессией. Сделан вывод о преимущественно вертикальных смещениях растительных комплексов, обусловивших более или менее полное сохранение автохтонной третичной растительности.

Изучение редких и исчезающих хвойных элементов лесов Приморья, в том числе и стланиковых лесов, на пробных площадках и по географическим и экологическим профилям дало нам возможность объяснить причины отмеченной уже первоисследователями Приморского края совмещенности его флоры, обыкновенно выражающейся в совместном произрастании растений достаточно теплолюбивых хвойно-широколиственных лесов и тайги, причем совмещенность, обнаруженная в формациях географических реликтов, при ближайшем рассмотрении оказалась свойственной в значительно большей мере преобладающим здесь хвойным и широколиственным формациям.

В связи с изложенным возникла необходимость рассмотреть не только происхождение и место в растительном покрове отдельных формаций, но и их вертикальное распределение и генезис в целом. Именно характер вертикального распределения хвойных привел нас к заключению об относительной молодости растительности края в современном ее виде, о прогрессивном динамизме высотных растительных поясов и неустойчивости ряда биогеоценотических комплексов, а также и почв как молодых образований. Место в рельефе конкретных формаций и ценозов, а также целых растительных поясов, по нашему твердому убеждению, не может быть объяснено только «инверсией растительности в связи с инверсией температур». В то же время это явление, подробно разобранное И. В. Грушвицким (1940), в флорогенетическом аспекте может быть истолковано следующим образом: оно является лишь одним из проявлений «сборности» флоры конкретных территорий и Маньчжурской флористической области в целом. Это явление представляет интерес для изучения факторов, способствующих становлению и стабильности систем, состоящих из разнородных ценоэлементов, устойчивости формационных реликтов и интразональной растительности.

Одновременно мы уточняли распределение фрагментов горных тундр, субальпийских и близких к ним ассоциаций и особенности позднеплейстоценовой и голоценовой смен формаций.

При изучении высотного распределения растительности даже в низкогорьях и среднегорьях Южного Приморья обращает на себя внимание довольно значительное распространение безлесных вершин и глыбистых россыпей с фрагментами кустарниковых группировок бореального и субальпийского типов и синузиями арктоальпийских и гипоарктомонтанных лишайников (Княжева, 1973), находящихся на различных высотах (в том числе и до 400—600 м над ур. м.). На хребте Пограничном, где высоты не превышают 1000 м над ур. м., и низкогорных отрогах хребта Пржевальского выражено не менее трех вертикальных растительных поясов (по данным Б. П. Колесникова и Г. Э. Куренцовой, см.: Куренцова, 1973, на хребте Пограничном их четыре), хотя экологические условия здесь соответствуют только формации Pinus×funebris Kom. (хр. Пограничный) или P. koraiensis Siebold et Zucc. Отсутствие леса на вершинах, начиная с высоты около 1000—1400 м над ур. м., и частичное безлесье склонов иногда уже с 250—500 м над ур. м. в более благоприятном климате Приморья наблюдается, таким образом, на меньших высотах, чем в Саянах и на Алтае (Цепляев, 1961), и объясняется, как позволяет заключить собранный нами материал, не столько «жесткостью климата» (Сочава, 1944), сколько отсутствием почв и молодостью почвообразовательного процесса. Собственно жесткость климата относительна, связана с неблагоприятным ветровым режимом и не имеет большого значения для сообществ с автономным внутренним микроклиматом, на чем мы и остановимся.

По данным ряда авторов и нашим наблюдениям, граница леса в Сихотэ-Алине все еще смещается вверх и даже в одном климатическом районе проходит на высотах, разнящихся на 300—500 м (Пономаренко, 1961; Колесников, 1969; Урусов, 1974а). Продвигаются вверх и леса на главных вершинах в основном полностью облесенных Восточно-Манчьжурских гор. Поднимаются границы елово-пихтовых лесов и кедровников на северных, а дубняков из *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. — на южных склонах Сихотэ-Алиня, сосняков — в западных районах Приморья, сосняков и кедрово-широколиственных лесов — на центральных хребтах Восточно-Маньчжурской горной страны. Элементы кедровников, чернопихтарников и дубняков, включая и доминанты, в настоящее время внедряются непосредственно в субальпийские формации и реликтовую лишайниково-моховую горную тундру; в заросли *Syringa wolfii* Schneid. и *Betula lanata* (Regel) V. Vassil. — в отрогах Восточно-Маньчжурских гор, в микробиотники и фитоценозы с *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn, *Sorbus schneiderana* Koehne и остатками *Pinus pumila* (Pall.) Regel — на хребте Ливадийском и вообще в Южном Сихотэ-Алине, в каменноберезняки и кедровостланиковые заросли с *Juniperus sibirica* Burgsd. — в Среднем Сихотэ-Алине. Внедрение растений широколиственных лесов под полог горной темнохвойной и лиственничной (в том числе в Восточно-Маньчжурских горах) тайги и в субальпийские заросли свидетельствует прежде всего об относительной благоприятности климатических условий в верхних частях склонов. Так, здесь довольно высокая сумма активных температур: свыше 1700° на высоте 1231 м в Южном Сихотэ-Алине и 1200° на высоте 1570 м над ур. м. в Среднем Сихотэ-Алине. Значительна на этих высотах и продолжительность периода вегетации — соответственно 140—159 и 110 дней. Следовательно, главные характеристики климата аналогичны наблюдаемым, по крайней мере в подзоне средней тайги.

Неморальная растительность в Приморье продвигается вверх и уже сейчас представлена на верхнем пределе распространения растений. Вместе с тем среди формаций неморальной растительности встречаются фрагменты бореальных и субальпийских ценозов, а также «ковры», состоящие из арктоальпийских лишайников на каменных россыпях. Так, в заповеднике «Кедровая падь» участки ассоциаций с *Syringa wolfii* появляются уже начиная с высоты 30—40 м над ур. м. (долина р. Кедровой в среднем тече-

нии, каменный развал у подножия ориентированного на юг борта долины), синузии с бореальными травами типа майников, *Trillium camschatcense* Ker-Gawl., кустарниковые ярусы с *Echinopanax elatus* Nakai, древостои с *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *Betula lanata* пронизывают чернопихтарник — зональную формацию, наиболее соответствующую климату и почвам района заповедника. Пихты, существуя длительное время совместно, находятся здесь во взаимоотношениях, аналогичных таковым для *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., причем фитоценотически последнюю полностью замещает *Abies holophylla* Maxim. В этом мы видим одно из главных препятствий сколько-нибудь значительному распространению здесь ели. Элементы темнохвойной тайги, которая на востоке Азии весьма своеобразна и богата реликтовыми и эндемичными видами, прослеживаются в Приморье повсеместно в фитоценозах с преобладанием неморальных и фитоценотически близких им растений. Растения северной подзоны тайги и лесотундры встречаются в зоне чернопихтарников и лиановых кедрово-широколиственных лесов, а также образуют целые пояса, обеспечивая в низкогорьях и среднегорьях Приморья характерную быструю смену вертикальных зон — микрозональность. На побережье и островах Амурского залива среди чернопихтарников, насаждений *Pinus densiflora* Siebold et Zucc., *Quercus dentata* Thunb. с эндемичными для сложных ценозов южной половины Восточно-Маньчжурских гор кустарниками, лианами и травами, экзотическими крапивными и фиалковыми отмечены фрагменты каменноберезняков, синузии *Acer ukurunduense*, *Syringa wolfii*, *Rubus komarovii* Nakai ex Juz., *Maianthemum kamtschaticum* (Cham.) Kom., *M. bifolium* (L). F. W. Schmidt, *Allium ochotense* Prokh., *Fritillaria camschatcensis* (L.) Ker-Gawl., виды грушанок, отдельные особи и группы *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl., бореальных ивовых. В бассейне р. Комаровки в лиановых кедрово-широколиственных и чернопихтовых лесах одиночно и синузиями разной плотности произрастают *Taxus cuspidata*, *Trillium camschatcense*, *Maianthemum bifolium*, *Mitella nuda* L., *Daphne kamtschatica* Maxim. В системах рек Илистой и Артемовки на речных террасах и скалах и изредка под пологом сосняков и особенно во фрагментах горной тайги на платообразных вершинах отмечены синузии *Abies nephrolepis*, *Acer ukurunduense*, *Sorbus amurensis* Koehne, *Swida alba* (L.) Opiz, *Rubus komarovii*, *Abelia coreana* Nakai, *Vaccinium vitis-idaea* L., *Pyrola renifolia* Maxim., *P. incarnata* (DC.) Freyn, *Orthilia secunda* (L.) House, другие бореальные и субальпийские растения, арктоальпийские лишайники. На хр. Ливадийском в елово-пихтовых лесах с *Pinus koraiensis* и широколиственными породами и даже в дубово-кедровых лесах южного склона (600 м над ур. м.) распространены *Betula lanata*, *Sorbus amurensis*, *S. schneiderana*, *Pinus pumila*, *Lonicera edulis*, *Swida alba*, *Chamaepericlymenum canadense* (L.) Graebn., *Rubus komarovii*, *Cassiope ericoides* (Pall.) D. Don, *C. redowskii* (Cham. et Schlecht.) G. Don, *Thalictrum foetidum* L. и другие бореальные и субальпийские виды. В грабовых широколиственно-кедровых лесах мыса Островного часты или содоминируют бореальные виды — *Grossularia burejensis* (Fr. Schmidt) Berger и *Allium ochotense*.

Именно проявлением микрозональности являются, например, каменноберезняки, встреченные В. Н. Ворошиловым (1974) на хребте Богатая Грива, а также каменноберезняки Черных гор (Хасанский р-н). В целом в их низкогорных отрогах более или менее четко выражены фрагменты каменноберезового, подгольцового таежного (с *Acer ukurunduense*, *Echinopanax elatus*, *Syringa wolfii*), дубово-железноберезового или сосново-дубово-железноберезового (*Pinus densiflora*, *Quercus dentata*, *Betula schmidtii* Regel, *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. и другие проходящие на п-ов Корея виды) вертикальных лесных поясов. Дубово-сосновые рощи расположены ниже пояса маньчжурских хвойно-широколиственных лесов (*Pinus koraiensis*, *Abies holophylla*, виды *Tilia*, *Juglans mandshurica* Maxim., *Phellodendron amurense* Rupr., *Fraxinus mandshurica* Rupr., *F. rhynchophylla* Hance, *Carpinus cordata* Blume и др.) или их дериватов и являются следами

существовавшей здесь еще в XIX в. сосново-широколиственной вертикальной зоны, расчлененной, очевидно, только по наиболее мощным водоразделам. *Syringa wolfii*, *Rubus komarovii*, *Juniperus davurica* Pall., сообщества которых особенно развиты на вершинах хребтов или скалах (можжевельник) на абсолютной высоте 250—400 м над ур. м., по нашему мнению, свидетельствуют также о присутствии в относительно недавнем прошлом здесь фрагментов пятого вертикального пояса растительности — пояса субальпийских кустарников.

На территории края существуют дубняки брусничники, кедрово-дубовые леса с брусникой по южным склонам невысоких гор, кедровостланиковые дубняки, каменноберезово-дубовые леса, леса из *Quercus dentata* и чернопихтарники с *Equisetum hiemale* L. и *Maianthemum kamtschaticum*, долинные ильмово-широколиственные леса с *Padus asiatica* Kom., с куртинами *Salix rorida* Laksch. или *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. и подлеском из *Swida alba*, голубичные мари с участием *Alnus japonica* (Thunb.) Steud. или сосны *Pinus*×*funebris*, морошковые болота с *Alnus japonica*. В большинстве долинных и низкогорных ассоциаций при составлении полных геоботанических описаний обнаруживается наличие типичных для смешанных лесов растений неморального ряда разных жизненных форм. Они являются здесь доминантами, характерными и константными видами. Здесь же произрастают виды маньчжурской лесостепи — преимущественно травы, кустарнички и кустарники, а также деревья третьей величины, например абрикосы, некоторые ильмы (на западе края они могут доминировать в соответствующих синузиях); представители влажной охотской тайги — многие лилейные (могут доминировать), некоторые папоротники, ароидные, кленовые и другие растения; элементы маньчжурской горной и подгольцовой тайги и даже субальпийского пояса — *Syringa wolfii*, *Lonicera maximowiczii* (Rupr.) Regel, и также бересклеты, дудники, горцы, борцы, соссюреи и др. (доминанты, содоминанты и второстепенные виды определенных парцелл); элементы тайги Восточной Сибири — ивовые (*Salix abscondita* Laksch. и др.), розоцветные, растения других семейств, иногда содоминирующие, но чаще второстепенные и редкие.

Точно так же сборной является и растительность водоемов, в которых существуют несколько лучшие условия для сохранения реликтовых видов с тяготеющими к районам Юго-Восточной Азии ареалами: при подтоплении речных долин ускорялось образование заливов и стариц, пригодных для поселения *Euryale ferox* Salisb., *Nelumbo komarovii* Grossh., *Brasenia schreberi* J. F. Gmel.

В Среднем Сихотэ-Алине близ устья р. Аввакумовки, начиная с высоты 30 м над ур. м., в окружении и под пологом порослевых дубняков на южных и западных склонах появляются весьма значительные кедровостланиковые заросли. Их нахождение здесь не может быть объяснено какими-то климатическими причинами, потому что продолжительность теплого периода достигает 220 дней, а средние температуры июля и августа соответственно свыше 16 и 18°. Участок формации *Pinus pumila* сохраняется исключительно благодаря своему «биологическому сопротивлению», в частности средопреобразующим способностям растения и местным особенностям темпа смены пород. То же самое можно сказать и о некоторых елово-пихтовых лесах Сихотэ-Алиня, долинных кедровостланиковых лесах и зарослях других субальпийцев, чозенниках, а также о лиственничниках и елово-пихтовых насаждениях Восточно-Маньчжурских гор и в некоторой степени фитоценозах сосен Приморья, растущих во влажных местах. Факт произрастания здесь стланика свидетельствует о большей, чем принято полагать, экологической амплитуде вида и до некоторой степени предоставляет возможность для отыскания устойчивых к условиям продолжительного жаркого лета индивидуальных физиологических форм этого вида.

Своеобразной вехой филоценогенеза рассматриваемой территории являются и сфагновые болота на побережье южнее устья р. Черной — голубичные мари с *Rubus chamaemorus* L., *Empetrum nigrum* L. s. l., *Chamaepericlymenum suecicum* Graebn., *Ledum palustre* L., а также с *Brasenia*

schreberi, *Calla palustris* L., различными ирисами, растущими в непосредственной близости от них. Разумеется, эти локальные фитоценозы, окруженные осоковыми лугами, насаждениями *Alnus japonica* и дубняками, не могли внедриться на побережье из высокогорий Приморья, так как там их нет, а сохранились с верхнего плейстоцена благодаря охлаждению воздуха летом ветрами с моря и охлаждению почвы под сфагновым ковром родниковыми водами. Теплолюбивые же растения внедрились на более прогреваемые участки водоемов уже гораздо позднее — в среднем и позднем голоцене в процессе общего подъема неморальной растительности.

Монодоминантные сообщества *Microbiota decussata* Kom., типично приуроченные к каменным россыпям, расположенным на высоте свыше 1000 м над ур. м., тоже не составляют строго определенного высотного пояса, а представлены его фрагментами уже начиная с высоты 350 (Ольгинский р-н) и 400 м (гора Каменка в верховьях р. Черниговки) и отражают определенное смещение растительных поясов при изменении климата. моря. Широк высотный диапазон и можжевельников даурского (от уровня. до высоты 1300 м) и сибирского (до высоты 1700 м). Сообщества стелющихся хвойных кустарников способны преобразовывать микроклимат, создавая условия для почвообразовательного процесса и ускоряя почвообразование. Вместе со склонностью к вегетативному размножению эта способность делает возможным надвигание хвойных кустарников с участков с уже накопленным мелкоземом на глыбистые развалы, где эти кустарники впоследствии укореняются. Хвойные кустарники, выступая пионерами в заселении горных пустынь, позже закономерно сменяются древесной, в том числе и многопородной с лианами растительностью.

Следовательно, в предшествующий период антропогена изучаемая территория края была покрыта тайгой, зарослями кедрового стланика, в Среднем Приморье поднимавшимися часто от современного уровня моря субальпийскими кустарниками, горными тундрами, которые смыкались с аналогичными растительными поясами севера Дальнего Востока и Восточной Сибири. Наконец, ее покрывали холодные каменные пустыни на периферии пассивных, а также и активных ледников (Северный Сихотэ-Алинь) (Варфоломеева, 1957). Фрагменты глыбистых россыпей в низкогорьях Южного и по сути всего Сихотэ-Алиня, «обилие россыпей на склонах гор по всему восточному мегасклону Среднего Сихотэ-Алиня можно рассматривать как один из косвенных показателей его четвертичного оледенения» (Колесников, 1969, с. 12). Однако высотная поясность растительноности в Приморье во время максимальных горных оледенений не могла быть примитивнее современной, а на юге края, очевидно, оставалась значительно более сложной. Допущение позднейшего меридионального смещения к северу целых формаций не объясняет современного расположения субальпийских и бореальных комплексов, а также прерывистости ареалов растений типа *Pinus densiflora*, *Juniperus rigida* Sieb. et Zucc., *Ephedra monosperma* C. A. Mey., *Quercus dentata*, *Alnus japonica*, *Carpinus cordata* (рис. 1) и др., причем даже географически ближайшие популяции или их комплексы у определенных видов, например сосен *Pinus densiflora* и *P.×funebris*, существенно различаются по составу жизненных форм (Лауве, Урусов, 1973; Урусов, 1974б, 1975). Они сложились в процессе длительной дивергентной эволюции в изолированных урочищах и речных бассейнах и не связаны с недавним продвижением видов с юга. Видимо, такова же судьба *Pinus koraiensis*, который, в отличие от И. Ф. Удры (1975), мы не считаем голоценовым пришельцем в Приморье. В голоцене произошло продвижение кедра на север Приморья и в Приамурье не только из южной части края, как это следует из интересной работы М. И. Нейштадта (1952), подтверждающего палинологическими материалами громадное распространение на юге Дальнего Востока бореальных комплексов и формаций вплоть до среднего голоцена. Подобно более теплолюбивым растениям кедр сохранился в порой удаленных от современных местопроизрастаний рефугиумах разной величины, распространенных по периферии Восточно-Маньчжурских гор и, как мы полагаем, на приморском склоне Сихотэ-

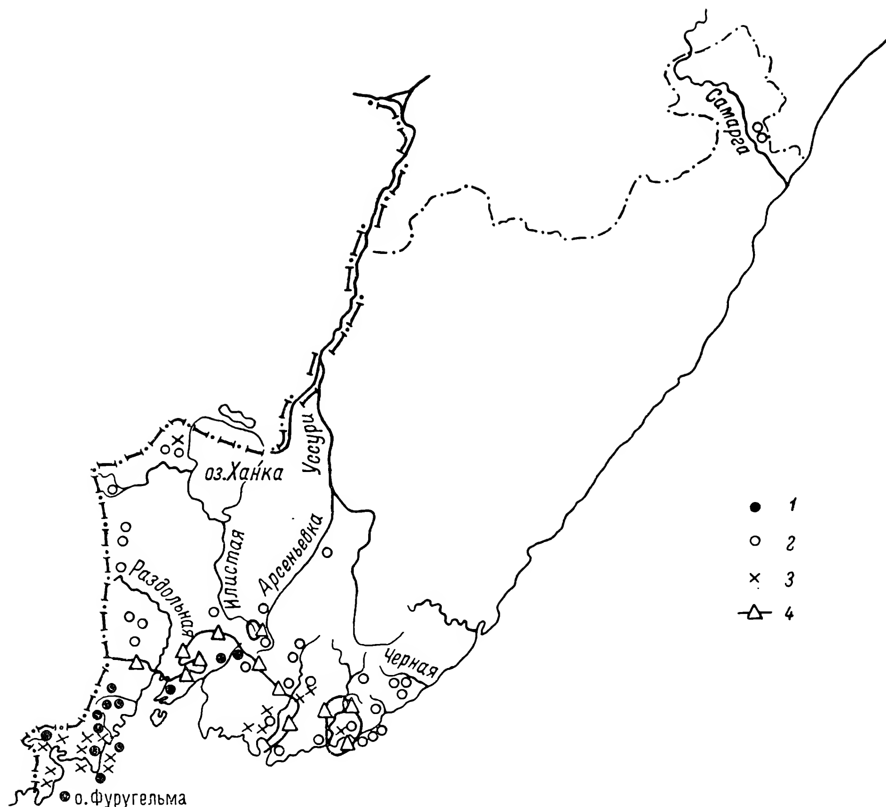


Рис. 1. Дизъюнкция приморской части ареалов ряда растений, связанная с морской трансгрессией и перекрыванием некоторых территорий речными наносами.

1 — *Pinus densiflora* Siebold et Zucc., 2 — *Juniperus rigida* Sieb. et Zucc., 3 — *Quercus dentata* Thunb., 4 — *Carpinus cordata* Blume; с ареалом последнего вида в основном совпадает распространение *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom., *Fraxinus rhynchophylla* Hance, проходящих на северо-восток до водоразделов р. Черной.

Алиня и распространился из этих мест. С этим явлением связана фестончатость его ареала здесь.

Мощные еще в позднем голоцене бореальные комплексы продолжают разрушаться и сейчас, в том числе и на водоразделах бассейнов рек Раздольной и Уссури. Они непременно должны были оказаться на пути меридиональных миграций и на побережье Японского моря остановить продвижение кедра по крайней мере на севере Лазовского р-на, где обширны дериваты тайги и распространены фрагменты бореальных ольшаников. В действительности этого нет. Следовательно, для миграций, которые были быстрыми (Нейштадт, 1952, и др.) и не могли свободно идти ни по речным долинам в современной их конфигурации с сохранившимися чозенниками, ивняками и тополевниками, ни по занятым тайгой и субальпийцами еще в недавнее время склонам, можно предполагать сложные пути или вынести их за пределы современной суши.

Вышеизложенные процессы связаны со значительным вертикальным смещением зон и достаточно благоприятным на протяжении последних геологических периодов климатом по крайней мере на нижних частях склонов хребтов, обрамляющих ханкайскую депрессию, долину р. Уссури и обращенных к морю. Собственно Японское море во время четвертичных оледенений превращалось в замкнутый водоем (Гитерман и др., 1968; Никольская, 1972), что и обусловливало бо́льшую сухость климата прежде всего на малых высотах.

По нашему мнению, в отдельные периоды антропогена у восточного мегасклона Сихотэ-Алиня складывались условия, позволявшие существовать тимьянниковым, хвойниковым и полынным степям, можжевеловым

лесам; здесь в течение всего года преобладали сухие западные ветры и у подножия гор, очевидно, был климат сухих степей, с продолжительным засушливым летом и холодной зимой, сменявшийся выше по склонам более влажным климатом. В горах и на влажных почвах предгорий лесостепи можжевеловые группировки сменялись насаждениями различных сосен. На хребте Пржевальского и в настоящее время сохраняется следующее распределение формаций по высоте: можжевеловая (Juniperus rigida, Thymus inaequalis Klok.) — на скалах подножья хребта, сосново-дубовая — до высоты 500—700 м над ур. м., кедрово-широколиственная с синузиями таежных кустарников — выше. Характерные для чернопихтарников и грабовых кедровником *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom., борцы и другие растения сохранились здесь почти исключительно в кедрово-широколиственном поясе. Точно так же можно с уверенностью считать, что обилие сосновой пыльцы в отложениях лянчихинского болота под Владивостоком (Минкина, Федорова, 1936) связано с ее вынесением сюда из сосняков ветрами, дующими в начале лета с акватории. В то время сосняки располагались ниже сохранившихся и сейчас чернопихтарников и широколиственно-хвойных лесов. Впоследствии эти состоящие из *Pinus densiflora* сосняки были не только затоплены морем, но и вытеснены ценозами с доминированием мезофильных хвойных: локальное увеличение влажности летом благоприятствовало расширению чернопихтово-кедровых лесов. Они уже в наши дни вытеснили сосну на крутые южные склоны, где остатки сосняков описал К. П. Соловьев (1935) и отмечает Г. Э. Куренцова (1968а, б). Необходимо указать, что здесь, на п-ове Муравьева-Амурского, о недавнем присутствии сосняков в настоящее время напоминают лишь отдельные сосны.

Исходя из сказанного, формации Pinus densiflora и P. ×funebris можно отнести к типично низкогорным в голоценовое время и, пожалуй, более теплолюбивым, чем кедровая и чернопихтовая. В плейстоцене они, вероятнее всего, были в меньшей степени низко-, в большей — среднегорными. В современный период фитоценозы сосны густоцветковой приурочены к низкогорьям, погребальной — к низкогорьям и среднегорьям. Расширение их ареала и подъем вверх по крайней мере до высоты 700—800 м над ур. м. сдерживаются частыми лесными пожарами; на хребте Пограничном это отчетливо заметно. Подъем сосняков здесь проявляется в существовании сформировавшихся недавно сосново-белоберезовых с *Sorbus amurensis*, а также кедром корейским и елью корейской насаждений, в которых бореальные и другие мезофильные элементы угасают. В центральных хребтах Восточно-Маньчжурских гор крупные массивы тайги более устойчивы, но *Pinus×funebris* проникает и сюда.

В ледниковые периоды, даже если атмосферная циркуляция в главных чертах не менялась, рубежом океанического влияния «был не Большой Хинган, как в настоящее время, а система Буреинского хребта и Восточно-Маньчжурских гор» (Никольская, 1972, с. 78). Роль ксерофитных формаций и группировок на западе, юге и юго-востоке края не могла не быть значительнее. Мезофитные формации неморального, а затем и бореального рядов размещались высоко в горах. В подавляющем большинстве бореальные до среднего голоцена пыльцевые спектры как раз и свидетельствуют о широком развитии высокогорий.

Изменение климата и крупная морская трансгрессия обусловили интразональность и микрозональность растительности, которую, очевидно, нужно рассматривать как суммарный результат процесса колебаний уровня края материка. Со времени последнего верхнеплейстоценового оледенения трансгрессия была достаточно значительной. До смены климата и подъема океана горы в Приморье были выше, долины глубже, а растительность более богатой с наличием большего числа вертикальных поясов, причем ниже кедровников и чернопихтарников располагались не только сосняки из *Pinus densiflora*, разнообразные дубняки и заросли плодовых, но и сосново-дубовая лесостепь, тимьянники и насаждения *Pinus thunbergiana* Franco. Местопроизрастания перечисленных формаций ныне затоплены или

перекрыты речными наносами. Выше кедровников находились сырые темнохвойные леса с участием в подлеске таких вечнозеленых кустарников, как *Rhododendron fauriei* Franch. и *Ilex rugosa* Fr. Schmidt, частично еще сохранившиеся в Сихотэ-Алине на высоте 400—900 м над ур. м. Фрагменты горной тайги с вечнозелеными и листопадными реликтовыми кустарниками встречаются еще на юге Курильских островов, в Японии и на п-ове Корея и в прошлом несомненно были на окружающих Японское море горах. Такой тип ареалов биогеоценозов и видов подтверждает соображение о наличии широких высотных диапазонов вертикальных растительных поясов в прошлом и единстве ныне разобщенных территорий и высотной поясности на затопленных в настоящее время участках.

Растительность нижних поясов при миграциях обеднялась из-за отсутствия свободных пригодных для заселения пространств и «сопротивления» находящихся выше фитоценозов, в которые могли внедриться преимущественно теневыносливые растения. В некоторых случаях, очевидно, сказались отсутствие животных — распространителей семян и, может быть, ухудшение семеношения в связи с изменением климата. Перемещение верхних поясов сдерживалось отсутствием почв и определялось скоростью подъема микробиотовых и кедровостланиковых зарослей с некоторыми можжевельниками. Поэтому представляется интересным специально проследить смены типов растительности и их доминантов в процессе почвообразования. Видимо, большинство горных почв Приморья и сопредельных районов прошли первые этапы формирования в микробиотниках (Сихотэ-Алинь) и кедровостланиковых зарослях, а частично — в сообществах можжевельников сибирского (ряд обыкновенных можжевельников), даурского и других сабиновых можжевельников. Этап доминирования стелющихся хвойных из-за их биологии — способности наиболее эффективно формировать почву — в процессе расселения растительности в горах необходим, поэтому на территорию с уничтоженным почвенным покровом следует прежде всего возвращать хвойные кустарники.

Разнообразие бореальных элементов, целостность и мощность их сообществ зависят от наличия убежищ от огня, влажности местопроизрастаний, режима пожаров — вековые смены в муссонном климате Приморья реализуются посредством достаточно быстрых пирогенных смен. В целом же периодические лесные пожары ведут к сегрегации и ксерофитизации состава фитоценозов. В процессе климатогенных гологенетических смен растительных комплексов интенсивнее заменяются доминанты верхних (древесных) ярусов. Более стабилен состав кустарниковых и травяных синузий, что, очевидно, связано не только и не столько с большим постоянством микроклимата внутри насаждений (особенно с плотным пологом крон и в избыточно увлажненных местопроизрастаниях), но и со способами размножения, качеством и величиной почвенного запаса семян. Небезынтересно отметить, что из деревьев, кустарников и кустарничков наиболее устойчивы начинающие рано и обильно семеносить (тополя, чозения, ивы и др.) и восстанавливающиеся вегетативно, но не образующие особенно плотных синузий. Растения — образователи мощных покровов (например, можжевельник даурский, брусника), перешедшие в условиях надвинувшихся неморальных формаций к вегетативному размножению, вследствие значительной силы пожаров в их синузиях оказались малостойкими в объединенных ценозах.

Температурная инверсия и эдафические причины только способствуют сохранению фрагментов других высотных зон — белопихтарников, ельников, тополевников, чозенников, зарослей сирени Вольфа в долинах, лиственничных и голубичных марей, кустарниковых ив и берез, но не могут явиться причиной появления их внутри чуждых формаций.

Температурная инверсия сама по себе не настолько значительна, чтобы обусловить проход по долинам с севера чозенников, вейниковых лугов, зарослей свидины, а тем более субальпийских кустарников; указанные И. В. Грушвицким (1940) снижение средних температур и укорачивание продолжительности периода вегетации здесь небольшие и не могут

исключить нормального развития неморальных ценоэлементов. Большинство маньчжурских видов в Приморье в низкогорьях и на участках неподтопляемых долин находится в условиях климатического оптимума. К тому же чозенники, бореальные кустарники и травы (бореальные и аркто-альпийские ивы, заросли свидины белой, фрагменты вейниковых лугов проходят до нижнего течения р. Раздольной и в долины рек Хасанского р-на) типичны и для бассейнов впадающих в море рек южной части края, в настоящее время лишенных выхода к северу с выраженными парниковым эффектом во время влажного и жаркого лета и весьма высокими суммами активных температур. Необходимо отметить, что здесь же и в бассейне оз. Ханка в недавнем прошлом существовали лиственничники с бореальными кустарниками и травами, фрагменты которых можно обнаружить еще и сейчас в наиболее теплых районах края. Напрашивается вывод, что наличие здесь чозенников, лиственничников и сиренево-жимолостных зарослей долин (*Syringa wolfii*, *Lonicera edulis*) — не следствие только снижения температур в результате температурной инверсии. Точно так же на северных склонах с грабовыми кедровниками температура не выше, чем на южных с их в значительной мере бореальными по видовому составу подлеска и трав дубняками. Следует подчеркнуть, что существование интразональных растительных комплексов и своеобразных, связанных, по нашему мнению, с недавней реорганизацией экологических ниш синузиально пестрых лесов долин чаще не обусловлено местным ухудшением термического режима; они могут находиться вне влияния температурной инверсии — примером этому являются чозенники, ивняки, заросли свидины, вейниковые группировки широких речных долин, синузии кустарниковых берез и ив, бореальных злаков Ханкайской долины.

В Приморском крае бореальные или субальпийские элементы и их фрагменты типичны на недоступных низовым пожарам участках, в том числе на склонах и вершинах невысоких гор: без вмешательства пожаров в процессе гологенетических смен бореальные фитоценозы сменяются другими, более соответствующими современному климату, очень медленно, причем внедряются преимущественно теневыносливые виды, семена которых (кедр корейский) переносятся птицами. В то же время в отдельных случаях пожары могут консервировать бореальные ценозы, например белоберезняки, лиственничники и, возможно, вейниковые и овсяницевые луга. Следует отметить, что при более внимательных поисках под пологом кедрово-широколиственного леса и практически во всех ярусах его древостоев могут быть найдены не только отдельные чуждые ценоэлементы, но и их более или менее крупные объединения. Поэтому положение В. Б. Сочавы о том, что «маньчжурский хвойно-широколиственный комплекс совмещает в себе в известной мере признаки неморальной и бореальной растительности» (1946, с. 315) не только верно для абсолютного большинства фитоценозов рассматриваемой территории, но и отражает сложную историю их относительно недавнего становления. Однако сборность рассматриваемых сообществ и ее характер на могут быть доказательством существования здесь «недифференцированной третичной праформации» (Сочава, 1946, с. 314), а являются позднейшим результатом динамики и преобразования формаций и изменений в вертикальной поясности растительности. Именно поэтому не совпадают эколого-климатические оптимумы разнородных элементов одного ценоза: пихт, ив, берез, кленов, актинидий и др.

Таким образом, действительно имеющая место температурная инверсия недостаточно велика для поддержания стабильности, а тем более для появления в зоне хвойно-широколиственных лесов субальпийских и бореальных видов. Разница климатических границ зон, к которым принадлежат «инкрустирующие комплексы» и окружающие их фитоценозы, составляет многие градусы, а понижение среднегодовой температуры на 1° (Грушвицкий, 1940) не может быть причиной их совместного существования. Наоборот, наиболее теплые южные склоны несут, как правило, более «бореальный» растительный покров, оставляя теплолюбивым видам северные (но это уже связано с устойчивостью растений к пожарам).



Рис. 2. Синузия *Pyrola renifolia* Maxim. с *Oxalis acetosella* L. формирует ярус под пологом неморального широкотравья в природном широколиственно-хвойном лесу.

Экспозиция дендрофлоры Дальнего Востока в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР. Крутой северный склон. Тип леса — грабовый разнокустарниковый чернопихтарник *Abies holophylla* Maxim. с *Betula costata* Trautv. Видны всходы *Fraxinus rhynchophylla* Hance и *Carpinus cordata* Blume.

В современной нижней высотной зоне растительности весьма обычно послойное распределение синузий с преобладанием в верхних ярусах неморальных видов, а в нижних — бореальных (рис. 2). Налицо существенное отличие в распределении чужеродных элементов, позволяющее считать более древними, исходными для рассматриваемой территории именно бореальные и субальпийские ценозы: если в формациях неморального ряда бореальные ценоэлементы представляют участки ассоциаций, их фрагменты или по крайней мере парцеллы и синузии, то в поясе тайги и субальпийских зарослей участие неморальных растений спорадическое, и началось оно недавно. Это относится и к кедру корейскому, довольно обычному в горных елово-пихтовых лесах.

Консолидированный характер имеют ассоциации разных высотных поясов. Можно говорить о неморальности темнохвойного таежного комплекса и некоторой бореальности сосняков, дубняков, чернопихтарников и кедровников: всюду имеются, во-первых, шлейфы исчезнувших или переместившихся зон; во-вторых, растения, внедрившиеся из расположенных ниже и частично уже исчезнувших поясов и, как правило, более требовательные к теплу. Так, фитоценозы неморального ряда включают и более теплолюбивые, чем большинство их элементов, виды — *Rhododendron schlippenbachii*, *Weigela praecox* Bailey, *Aralia continentalis* Kitag., *Arisaema japonicum* Blume, *Viola chaerophylloides* (Regel) W. Beck., *V. rossii* Hemsl. и др. и ксерофиты степей. В то же время некоторые виды в ряде популяций носят следы предшествующей гибридизации с растениями, не сохранившимися на советском Дальнем Востоке или локализованными теперь на юге Приморья. Сосна в верховьях рек Барабашевки и Артемовки является гибридным циклом сосен густоцветковой и Тунберга. Произрастающая ныне на юге п-ова Корея и в Японии *Pinus thunbergiana* неоднократно заходила в Приморье, в том числе и в верхнеплейстоценовое время, а возможно, и значительно позже (Гитерман и др., 1968; Короткий, Караулова, 1975). Доказательством гибридной природы сосен является хвоя с многочисленными или исключительно паренхиматическими каналами, видными на поперечном срезе, встреченная здесь у 20—30% деревьев (Лауве, Урусов, 1973), в то время как мутационное проявление этого признака возможно не более чем у 0.01% растений. Ольха в окрестностях оз. Ханка образована гибридизацией *Alnus japonica* и *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr.

Можно предполагать, что в верхнем плейстоцене в период его последнего оледенения разнообразие сосен (Короткий, Караулова, 1975) и флоры в целом было большим, чем современное, а вертикальная зональность была

сложней. Абсолютное обеднение флоры края связано уже с послеледниковым временем, к которому, очевидно, и надо отнести важнейшие для формирования современных климата и растительности события, в частности трансгрессию окраинных морей.

В связи с тем, что суммарная трансгрессия моря вызывала ликвидацию нескольких растительных зон и в ряде пунктов достигла прошлого уровня субальпийского пояса, ее размеры по крайней мере на востоке, юго-востоке и юге края должны быть очень значительными. Судя по популяционной структуре, ареалам, распределению видов и высотных растительных зон, а также динамике растительности, наиболее вероятным было бы допустить опускание края материка примерно на 2 км (Наливкин, 1960; Правдин, 1972, 1974). В то же время необходимо иметь в виду, что если погружение окраины континента совпадало с не связанным с ним глобальным потеплением климата, то к аналогичным изменениям растительности могла привести и не столь крупная трансгрессия. Определяя характер современных флор Дальнего Востока, трансгрессия может включать и менее мощные колебания уровня суши (Линдберг, 1972; Куренцова, 1973). Следует указать, что в Приморье послеледниковый климат характеризуется выровненностью. В целом в горах потерян высотный пояс с климатом альпийского типа, а при затоплении исчезли более теплые и сухие, чем любой из современных районов края, долины и подножия хребтов.

Таким образом, состав флоры, место в ней формационных реликтов, характер распределения растительности, гибридизационные процессы (Бобров, 1972) в главных чертах определяются изменением климата и крупной (по крайней мере в своей последней фазе) геологически недавней морской трансгрессией, поэтому участие в современных ценозах элементов растительных зон, лежащих выше или севернее, закономерно. Однако более теплолюбивые растения (*Pinus densiflora*, *Juniperus rigida*, *Quercus dentata*, *Betula schmidtii*, *Acer pseudosieboldianum*, *Triosteum sinuatum* Maxim. и др.) смогли внедриться в зону кедрово-широколиственных лесов лишь отчасти и на небольших пространствах, чаще всего вдоль крупных рек. Если до изменения климата и опускания края материка формации соответствовали занимаемым экологическим нишам, то теперь ряд их фитоценозов сохраняется за счет собственного биологического сопротивления внедрению иных растений и благодаря особенностям почвообразования. В процессе климатогенных смен вырабатываются новые коренные ценозы и теряют устойчивость таежные формации.

По имеющимся лесотаксационным материалам и публикациям можно проследить, что крупные елово-пихтовые леса оказались представленными древостоями с немногими четко выраженными поколениями. Уже отсутствие нормальной разновозрастности в насаждениях пород, филогенез которых связан с непрерывным эндогенным разновозрастным лесом, свидетельствует о глубине происшедших в экосистемах изменений. Видимо, при реконструкции лесов низкогорий и среднегорий следует избегать введения *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*, заменяя их *Picea koraiensis* Nakai, *Abies holophylla*, *Pinus koraiensis* — доминантами, более стойкими к колебаниям почвенной и воздушной влажности в сообществах.

На юге края распределение елово-пихтовых лесов, каменноберезняков и лиственничков, сообществ кустарниковых берез и сфагновых болот с голубикой, а также субальпийских кустарников и лишайниковых тундр обусловлено не эколого-климатическими факторами, а историческими, флородинамическими и почвенно-генетическими причинами. В результате продолжающегося смещения растительных поясов, дизъюнкции некоторых из них, локализационных процессов следует ожидать не только продвижения вверх неморальных элементов и кедра корейского, но и дальнейшего дробления ареалов бореальных и субальпийских ценозов и видов и усиливающейся дестабилизации горной тайги.

В процессе пирогенных смен «сниженные альпийцы» в основном исчезнут или дадут начало новым таксонам. Ускорится дивергенция эко-

типов бореальных и субальпийских видов, которую в целом на Дальнем Востоке отражают видовые ряды, например, каменных берез, ольхи, рябин. В то же время из-за участившихся пожаров не смогут воссоединиться островные ареалы таких интересных растений, как *Pinus densiflora*, *Juniperus rigida*, *Quercus dentata* и др.

В заключение считаем необходимым отметить следующее.

1. Вертикальные растительные пояса, границы леса и всей растительности в Приморье смещаются вверх вследствие изменения климата, обусловленного, помимо других причин, предшествующей морской трансгрессией, а также из-за продолжающегося почвообразовательного процесса, причем в последнем важную, если не главную, роль играют формации хвойных кустарников.

2. С перемещением высотных растительных поясов и реорганизацией экологических ниш связаны консолидированность состава растительных комплексов и климатогенные смены пород (часто не только ускоряемые пожарами, но зачастую и осуществляющиеся как послепожарные смены доминантов), а также гибридизационные процессы. Разнородность фитоценозов Приморья обусловлена внедрением в бореальные и субальпийские комплексы ценоэлементов лесов неморального ряда.

3. Ценозы, состоящие из видов, в прошлом принадлежащих различным вертикальным поясам, в значительной мере стабильны (рябинниково-таволговые, свидинные широколиственные леса долин, чернопихтарники с *Maianthemum kamtschaticum* или *Equisetum hiemale*, кедрово-лиственные леса, например кедрово-белоберезовые), но могут представлять и существующую временно переходную к неморальной форму сообщества, как елово-пихтово-кедровые леса низкогорий, дубово-каменноберезовые, дубово-кедровостланиковые или дубовые с брусничным покровом леса.

4. В ассоциациях низкогорий является обычным послойное распределение ценотически чуждых синузий с преобладанием бореальных и арктоальпийских видов в нижних ярусах.

5. На юге и востоке Приморья налицо сегрегация состава поясов лесостепи, лесов можжевелово-сосновых и из дуба зубчатого, расчленение и фестончатость ареалов в связи с морской трансгрессией.

6. До выравнивания климата и морской трансгрессии, последние этапы которых связаны с уже верхним плейстоценом и, возможно, древним и ранним голоценом, территория Приморья в ее нынешних границах была занята тайгой, голубичными марями, субальпийскими зарослями, горными тундрами, фрагменты которых и сейчас встречаются на небольших высотах. Неморальные формации и лесостепь располагались на ныне затопленных площадях.

7. Температурная инверсия, постоянный подток охлаждающих почву родниковых вод, эдафические причины только облегчают сохранение субальпийских и бореальных видов и их ценозов, но ни в коей мере не обеспечивают их проникновения в зону хвойно-широколиственных лесов, причем аномальное распределение фрагментов высотных зон с температурной инверсией чаще не связано.

8. Особенностью четвертичного флорогенеза Приморья являются местные вертикальные смещения флористических комплексов и отдельных формаций, которые в отличие от меридиональных обеспечивают более или менее полное сохранение автохтонной третичной растительности.

9. Дизъюнкцию ареалов видов собственно таежного, субальпийского и альпийского вертикальных поясов следует считать новейшим явлением, в значительной мере связанным с поздним голоценом и современной эпохой, когда смены доминантов активизировались. Наоборот, прерывистость в распространении наиболее теплолюбивых неморальных элементов может быть обусловлена их сохранением в разных рефугиумах во времена похолоданий и носить реликтовый характер. Возраст рассмотренной в настоящей статье дизъюнкции неморальных формаций и ареалов их конкретных видов, связанной с трансгрессивными причинами, следует определить как промежуточный.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. 1972. Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова. Бот. ж., 57, 8.

Варфоломеева Э. Н. 1957. Древнее оледенение хребта Тардоки-Яни (Северный Сихотэ-Алинь). Изв. ВГО, 89, 6.

Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. 1966. Определитель растений Приморья и Приамурья.

Ворошилов В. Н. 1974. Дальневосточные ботанические экспедиции отдела флоры СССР. В кн.: Ботанико-географические районы СССР. Перспективы интродукции растений. М.

Гитерман Р. Е., Л. В. Голубева, Е. Д. Заклинская, К. В. Коренева, О. В. Матвеева, Л. А. Скиба. 1968. Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене. Тр. Геолог. инст. АН СССР, 177.

Грушвицкий И. В. 1940. Явление инверсии растительности в Уссурийском крае. Бот. ж., 25, 1.

Княжева Л. А. 1973. Лишайники юга Приморского края. Автореф. канд. дис. Владивосток.

Колесников Б. П. 1969. Высокогорная растительность Среднего Сихотэ-Алиня.

Короткий А. М., Л. П. Караулова. 1975. Новые данные по стратиграфии четвертичных отложений Приморья. В кн.: Вопросы геоморфологии и четвертичной геологии юга Дальнего Востока. Владивосток.

Куренцова Г. Э. 1968а. Растительность Приморского края. — 1968б. Реликтовые растения Приморья. — 1973. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья.

Лауве Л. С., В. М. Урусов. 1973. К морфолого-анатомическим особенностям хвои сосны погребальной (*Pinus funebris* Kom.) в Приморском крае. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР , 89.

Линдберг Г. У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период.

Минкина Ц. И., Р. В. Федорова. 1936. Смена лесов и история развития торфяников Дальневост. края по данным ископаемой пыльцы. Сов. бот., 4, 4.

Наливкин Д. В. 1960. Яркая страница геологической истории Азии. Природа, 8.

Нейштадт М. И. 1952. О корейском кедре на Дальнем Востоке как «реликте» третичного времени. ДАН СССР, 86, 2.

Никольская В. В. 1972. Морфоскульптура бассейна Амура.

Пономаренко В. М. 1961. О динамике верхней границы леса в горах Южного Сихотэ-Алиня. Изв. СО АН СССР, 5.

Правдин Л. Ф. 1972. Закономерности внутривидовой изменчивости сосны (*Pinus* L.) и ели (*Picea* A. Dietr.). В кн.: Доклады ученых — участников международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. Пушкино. — 1974. Значение генэкологических исследований древесных пород для лесоводства. В кн.: Современ. вопр. лесоведения и лесной биогеоценологии. М.

Соловьев К. П. 1935. Материалы по изучению растительного покрова п-ова Муравьева-Амурского. Тр. Дальневост. фил. АН СССР, сер. бот., 1.

Сочава В. Б. 1944. Причины безлесья гольцов Восточной Сибири и в Приамурье. Природа, 2. — 1946. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза муньчжурского смешанного леса. В кн.: Мат. по истории флоры и растит. СССР. II. М.—Л.

Удра И. Ф. 1975. К истории развития кедрово-широколиственных лесов на Дальнем Востоке в современную эпоху. Тез. докл., представленных XII МБК. I, Л.

Урусов В. М. 1974а. Биогеоценозы Севера и некоторые черты формирования дальневосточных флор. В кн.: Биологические проблемы Севера, 3. Мат. VI симпозиума, Якутск. — 1974б. Изменчивость генеративных органов *Pinus funebris* Kom. и популяционная структура вида в Приморье. Бот. ж., 59, 8. — 1975. Эколого-биологические особенности и внутривидовая изменчивость сосны погребальной (*Pinus funebris* Kom.) в Приморском крае. Автореф. канд. дис. М.

Цепляев В. П. 1961. Леса СССР.

Ботанический сад ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 2 XII 1976.

SUMMARY

Genetical heterogenity of concrete phytocoenosis coenoelements, intrazonal vegetation and inversion of vegetation, typical of Primorie, is the result of historically recent shift of vertical zones upward and reorganization of ecological niches. Peculiarities of modern specific and coenotic areas allow to consider that in the past, vertical migration of plants from regions, now flooded with the sea or covered with alluvia, prevailed. On the whole, transgression of the sea and post-glacial climatic alterations caused an elevation of the upper vegetation border and favoured the expansion of formations of nemoral row, which often takes place in the process of replacement after fires or, at least, is accelerated by it. Further destabilization of mountain taiga, communities of which in low and medium mountains of the region are already not climactic, must be expected.

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.675.3

В. Н. Косенко

СРАВНИТЕЛЬНО-ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СЕМЕЙСТВА *BERBERIDACEAE* S. L. I. МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН РОДОВ *DIPHYLLEIA, PODOPHYLLUM, NANDINA, BERBERIS, MAHONIA, RANZANIA*

V. N. KOSENKO. COMPARATIVE PALYNOMORPHOLOGICAL STUDY OF THE FAMILY *BERBERIDACEAE*. 1. MORPHOLOGY OF POLLEN GRAINS OF THE GENERA *DIPHYLLEIA, PODOPHYLLUM, NANDINA, BERBERIS, MAHONIA, RANZANIA*

Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа проведено детальное исследование морфологии пыльцевых зерен 6 родов сем. *Berberidaceae* s. l. Выявлена степень сходства и различия пыльцевых зерен отдельных таксонов. Изученные роды различаются как типом апертур, так и характером поверхности спородермы. По характеру поверхности пыльцевых зерен *Podophyllum* близок к *Diphylleia*, и по этому признаку эти два рода отличаются от остальных изученных родов *Berberidaceae* s. l. Особым типом скульптуры спородермы характеризуются трехбороздные пыльцевые зерна *Nandina*. Ямчатая скульптура и особый тип апертур свойственны пыльцевым зернам *Berberis* и *Mahonia*. Пыльцевые зерна *Berberis*, *Mahonia* и *Ranzania* близки по типу поверхности, но в отличие от всех остальных родов *Berberidaceae* s. l. пыльцевые зерна *Ranzania* биполярно-трехлучевые. Этот биполярно-щелевой тип пыльцевых зерен установлен впервые у современных покрытосеменных растений и может рассматриваться как один из возможных исходных типов для образования меридионально-трехбороздных пыльцевых зерен.

Настоящая работа является началом предпринятого нами сравнительно-палинологического изучения всего сем. *Berberidaceae* s. l. с целью выяснения родственных взаимоотношений между отдельными его таксонами. Уточнение систематического положения отдельных родов внутри сем. *Berberidaceae* s. l. в дальнейшем будет способствовать решению вопросов эволюции и филогении как данного семейства, так и всего порядка *Ranunculales* (Тахтаджян, 1970).

Первые сведения о морфологии пыльцевых зерен отдельных представителей сем. *Berberidaceae* были приведены еще в прошлом веке (Purkinje, 1830; Mohl, 1835; Edgeworth, 1879). Значительно позже Кумазава (Kumazawa, 1936—1937) описал и проиллюстрировал на рисунках морфологию пыльцевых зерен трех близких семейств: *Ranunculaceae*, *Lardizabalaceae* и *Berberidaceae*. Икузе (Ikuse, 1955, 1956), изучив пыльцу японских представителей сем. *Berberidaceae*, выделила 3 группы по типу апертур: спирально-апертурная (*Berberis* и *Mahonia*), 6—12-руговая (*Ranzania*) и трехбороздная (*Epimedium*, *Jeffersonia*, *Nandina*, *Podophyllum*, *Diphylleia*, *Caulophyllum*). В работах последующих лет в основном дается морфологическое описание пыльцевых зерен видов *Berberis* (Ting, 1949; Самойлович, 1950; Beug, 1963; Сладков, 1967; Агабабян, 1968; Куприянова, 1972). Более подробные описания и измерения основных параметров пыльцевых зерен большинства таксонов *Berberidaceae* s. l. были выполнены

Эрдтманом (Erdtman, 1952) и Митройу (Mitroiu, 1963, 1970). Значительные дополнения по *Nandina*, *Podophyllum* и *Diphylleia* были сделаны Агабабяном (1973) и Шимакура (Shimakura, 1973).

Однако во всех перечисленных работах отсутствовали данные о морфологии пыльцы *Leontice*, *Gymnospermium* и *Bongardia*, за исключением кратких описаний пыльцевых зерен *L. leontopetalum* L. и *G. smirnowii* (Trautv.) Takht. (Erdtman, 1952), *G. darwasicum* (Regel) Takht. (Иванова, Аветисян, 1953), *G. odessanum* (Regel) Takht. (Куприянова, 1972), *G. altaicum* (Pall.) Takht. и *L. leontopetalum* L. (Mitroiu, 1963, 1970).

Схема связей родов сем. *Berberidaceae*, основанная главным образом на палинологических признаках, была предложена Д. Б. Архангельским (1971). В 1972 г. была опубликована работа Д. Б. Архангельского и А. Л. Тахтаджяна, посвященная изучению морфологии пыльцевых зерен *Leontice*, *Gymnospermium* и близких родов сем. *Berberidaceae* s. l. В этой работе и последующей (Архангельский, 1973) дается описание морфологии пыльцы, приводятся фотографии, схема типов пыльцевых зерен *Berberidaceae* и ключ для определения как отдельных видов *Leontice* и *Gymnospermium*, так и большинства родов сем. *Berberidaceae*. Все приведенные выше работы выполнены только с помощью светового микроскопа. Кроме того, не решен вопрос о типе апертур и характере спородермы монотипного японского рода *Ranzania*.

Мы провели сравнительно-палиноморфологическое изучение сем. *Berberidaceae* s. l. на электронномикроскопическом уровне. На возможность использования сканирующего электронного микроскопа для целей палинологии указывалось уже неоднократно. Сканирующий электронный микроскоп, обладая разрешающей способностью в 50—30 Å и глубиной резкости, в несколько раз превышающей глубину резкости трансмиссионного электронного микроскопа, дает возможность получить объемное изображение объекта. Этот прибор позволяет выявить более мелкие детали скульптуры пыльцевого зерна и решить вопрос о наличии и типе имеющихся апертур, на основании чего можно более точно говорить о родственных взаимоотношениях между отдельными таксонами.

При этом следует подчеркнуть, что, как известно, только сочетание результатов, полученных от светового и электронного (сканирующего и просвечивающего) микроскопов, позволяет выявить истинную картину.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение морфологии пыльцевых зерен проведено в основном на материале Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР в Ленинграде. Морфология пыльцевых зерен *Podophyllum hexandrum* Royle и частично *P. peltatum* L. была исследована на живом материале, полученном от В. П. Богдановой, которой мы выражаем искреннюю благодарность. Пыльца *Ranzania japonica* T. Ito получена из Токио (Japan, Makino Herbarium).

Гербарный и живой материалы (цветки или пыльники) помещали на сутки в 70% этиловый спирт, а затем приготавливали препараты для сканирующего электронного микроскопа. Перед просмотром препарата в электронном микроскопе проводилось напыление его золотом. Изучение морфологии и фотографирование пыльцевых зерен в электронном микроскопе выполняли при высоковольтном режиме микроскопа. Микрофотографии сделаны, как правило, при увеличении 2200, 5000 А. А. Ткаченко и Т. А. Глебовой. Работа выполнена на сканирующем микроскопе типа «Cwikscan 100» в лаборатории палеоботаники БИНа под руководством А. Л. Тахтаджяна. Для измерения и описания морфологии пыльцевых зерен в световом микроскопе были приготовлены ацетолизные препараты. Микрофотографии пыльцевых зерен *Ranzania* сделаны Д. Б. Архангельским при увеличении 1000.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Diphylleia Rich.

Палинологические данные по роду *Diphylleia* очень противоречивы. Кумазава (Kumazawa, 1936—1937), изучив морфологию пыльцы *D. grayi* Fr. Schmidt, указал на наличие неправильно пирамидальной формы шипов и крошечных ячей на поверхности пыльцевых зерен. Этот же автор обнаружил поры у некоторых зерен *D. grayi*, число которых, по его мнению, варьирует. Эрдтман (Erdtman, 1952) и Икузе (Ikuse, 1955, 1956) определяют пыльцевые зерна этого рода как бороздные или поровые. Шимакура (Shimakura, 1973) относит пыльцевые зерна *D. grayi* к многопоровому (!) типу. Д. Б. Архангельский (1973), Д. Б. Архангельский и З. Т. Артюшенко (1975) описывают пыльцевые зерна *Diphylleia* как безапертурные.

Diphylleia включает три вида: *D. grayi*, растущий на Сахалине и в Японии, *D. cymosa* Michx. — североамериканский вид — и *D. sinensis* Li, распространенный в Китае. Нами изучены два вида *Diphylleia*.

Diphylleia grayi Fr. Schmidt (рис. 1, *1*, *2* — см. вклейку)

Вид изучен по материалу, собранному только с территории СССР: 1) Сахалинская обл., Южно-Сахалинский заповедник, Анивский р-н, пос. Атласово, 30 V 1950, Кравченко, № 70; 2) о. Сахалин, Анивский р-н, гора Чехова, вдоль каменистого ручья, 30 V 1968, О. А. Сычева; 3) Южный Сахалин, западный хребет, шахта Кваками (Синегорск), в глухой горной тайге, 23 V 1948, М. Г. Попов; 4) о. Кунашир, в 10 км к востоку от Урвимова, прогалина в пихтовом лесу, 7 VI 1963, Е. Егорова, № 1008; 5) о. Сахалин, 27 V 1872, коллектор неизвестен.

Пыльцевые зерна безапертурные, сфероидальной формы, размером 43.7—41.0 мкм. Экзина толщиной 1.7 мкм. Ультраскульптура складчато-волнистая, между складочками и на них при большом увеличении (5000 и более) отчетливо видны ямки до 0.3 мкм в диам. На фоне складчатой поверхности равномерно располагаются шипы правильно пирамидальной формы, высотой 3.0—3.4 и шириной при основании до 2.8—3.0 мкм.

Diphylleia cymosa Michx. (рис. 1, *3*, *4*)

Данные о пыльце этого вида *Diphylleia* очень незначительные (Erdtman, 1952; Mitroiu, 1963, 1970). Нами изучена морфология пыльцевых зерен *D. cymosa*, взятых из гербария Ледебура (Herbarium Ledebourii, cult.).

Пыльцевые зерна безапертурные, сфероидальной формы, размером 35.5 мкм в диам. Экзина толщиной около 1.0 мкм. Ультраскульптура волнистая, более рельефная, чем у предыдущего вида. На фоне волнистой поверхности располагаются шипы, которые в отличие от шипов *D. grayi* более короткие и сглаженные. Шипы разные по размеру и форме и чаще всего они пирамидальные со сглаженной вершиной. Высота шипов варьирует от 2.0 до 2.3 мкм, ширина их при основании 2.5—3.0 мкм. Иногда шипы имеют вид закругленных столбиков или высоких бугорков, длиной до 2.1 и шириной до 1.3 мкм.

В связи с тем что морфология пыльцевых зерен *D. cymosa* изучена только по одному образцу, наши выводы о характере скульптуры требуют уточнения. В дальнейшем предполагается более тщательное исследование морфологии пыльцевых зерен этого вида *Diphylleia*.

Описываемая нами складчато-волнистая и волнистая скульптура пыльцевых зерен *Diphylleia* выявляется только с помощью сканирующего микроскопа.

Podophyllum L.

Этот род по морфологическим признакам близок к *Diphylleia* и в настоящее время многие систематики (Hutchinson, 1959; Тахтаджян, 1966, 1970) выделяют эти два рода в самостоятельное сем. *Podophyllaceae*.

Podophyllum представлен во флоре земного шара 10 видами (Willis, 1966), один из которых — *P. peltatum* L. — распространен на атлантическом побережье Северной Америки, а остальные виды растут в Гималаях и Восточной Азии. Изучена морфология пыльцевых зерен и приведены измерения *P. peltatum* (Mitroiu, 1963), *P. pleianthum* Hance (Kumazawa, 1936—1937; Ikuse, 1955), *P. emodi* Wall. (Erdtman, 1952), *P. hexandrum* Royle (Архангельский, Артюшенко, 1975). Большинство авторов отмечает сетчатую скульптуру пыльцевых зерен видов *Podophyllum*, однако Агабабян (1973), исследовав морфологию пыльцы *P. peltatum*, *P. emodi* и *P. hexandrum*, выявил различия между видами по типу скульптуры пыльцевых зерен, т. е. для *P. peltatum* он указывает почти сетчатую, а для двух близких видов — *P. emodi* и *P. hexandrum* — бугорчатую поверхность пыльцевых зерен. По данным Агабабяна, пыльцевые зерна *P. peltatum* также существенно отличаются по морфологии от пыльцевых зерен *P. emodi* и *P. hexandrum*, последние нередко рассматриваются как один вид *P. hexandrum* Royle с двумя разновидностями: *P. hexandrum* var. *hexandrum* и *P. hexandrum* var. *emodi* (Селиванова-Городкова, 1969). В настоящей работе изучена пыльца *P. peltatum* (из трех точек ареала) и *P. hexandrum* (из одной точки ареала).

Podophyllum peltatum L.
(рис. 2, *3*, *4* — см. вклейку)

1) Ленинградская обл., пос. Плодовое, 1977, В. П. Богданова, культивируется; 2) USA, Texas, 5 ml of Livingston, 19 III 1957, A. Traverse, N 293; 3) USA, Michigan, Saline, comte de Washtenaw, 22 V 1956, N 6409.

Пыльцевые зерна трехбороздные, широкоэллипсоидальные. Полярная ось 32.0, экваториальный диаметр 29.9 мкм; борозды длиной 28.0, шириной 1.2 мкм. Мембрана борозд бугорчатая. Бугорки одиночные, овально-продолговатые. Ширина мезокольпиума 13.6, апокольпиума — 10.7 мкм. Толщина экзины 1.7 мкм. Скульптура бугорчатая. Бугорки, сливаясь друг с другом, образуют гребни, заостренные кверху, толщиной 1.2—2.0, длиной от 3.0 до 8.0 мкм. Гребни обычно ориентированы перпендикулярно полярной оси зерна, на апокольпиуме они короче и толще, чем на мезокольпиуме. По всей поверхности спородермы между гребнями расположены глубокие ямки до 0.7 мкм в диаметре.

Результаты нашего исследования не согласуются с данными предыдущих авторов, которые считали поверхность пыльцевого зерна *P. peltatum* сетчатой.

Podophyllum hexandrum Royle
(рис. 2, *1*, *2*)

Ленинградская обл., пос. Плодовое, 1977, В. П. Богданова, культивируется.

Пыльцевые зерна трех-четырехбороздные, сфероидальной формы, собраны в тетрады размером 42.7—39.3 мкм. Борозды широкие, закругленные. Мембрана борозд бугорчатая, бугорки мелкие — до 1.0 мкм в диаметре, одиночные. Толщина экзины 2.6 мкм. Скульптура бугорчатая. Бугорки одиночные, шаровидные, мелкие (0.8 мкм) и более крупные (1.8 мкм), плотно прилегают друг к другу или крайне редко сливаются между собой. Апокольпиум и мезокольпиум по скульптуре спородермы не различаются.

Наши результаты, полученные с помощью сканирующего электронного микроскопа, расширяют представление о морфологии пыльцевых зерен родов *Diphylleia* и *Podophyllum* и указывают на определенное сходство между ними, что не было выявлено с помощью светового микроскопа. Несмотря на наличие разного типа апертур, пыльцевые зерна *Podophyllum* (борозды) и *Diphylleia* (безапертурные) близки по типу ультраскульптуры. Наиболее специализированным типом пыльцевых зерен обладает *D. grayi*. Вероятно, самой примитивной является пыльца *P. hexandrum*, которая собрана в тетрады и характеризуется непостоянным числом борозд (3—4).

Переходными и наиболее близкими друг другу являются растущие в Северной Америке *D. cymosa* и *P. peltatum*. Полученные результаты согласуются с данными об ареалах видов *Podophyllum* и *Diphylleia*. В настоящее время многие ботаники придерживаются точки зрения, что центром распространения цветковых растений является Юго-Восточная Азия. *P. hexandrum*, обладающий среди изученных видов *Podophyllum* и *Diphylleia* самой примитивной пыльцой, произрастает в Гималаях.

Nandina domestica Thunb.
(рис. 1, *5*)

Этот монотипный род распространен в Японии и Китае. Большинство систематиков рассматривают *Nandina* в ранге сем. *Nandinaceae* (Hutchinson, 1959; Buchheim, 1964; Тахтаджян, 1966, 1970). Однако по строению цветка и анатомическим признакам (Hipko, 1965; Оганезова, 1977) *Nandina* близка к *Berberidaceae* s. str. Кумазава (Kumazawa, 1936—1937) описал пыльцу *Nandina* как продолговато-эллипсоидальную с сетчатой поверхностью. Агабабян (1973) уточнил и дополнил данные Кумазавы и назвал спородерму *Nandina* мелкосетчатой, равномерно-ячеистой. Нами изучена морфология пыльцевых зерен *Nandina* по материалу, собранному Шредером в 1931 г.

Пыльцевые зерна трехбороздные, продолговато-эллипсоидальные. Полярная ось 39.6, экваториальный диаметр 25.4 мкм; борозды глубокие, длиной 31.1, шириной 2.6 мкм. Край борозды неровный. Мембрана борозд крупнозернистая, размер бугорков до 0.5 мкм в диаметре. Ширина мезокольпиума 13.7 мкм. Толщина экзины на полюсе 1.4, на экваторе — 1.1 мкм. Ультраскульптура ямчатая. Ямки глубокие, диаметром 0.2 мкм. По характеру поверхности апокольпиум и мезокольпиум не различаются.

Berberis L. и *Mahonia* Nutt.

Эти два морфологически очень близких рода некоторые авторы объединяют в один род *Berberis*, а *Mahonia* рассматривается как секция в роде *Berberis* (Himmelbaur, 1913). *Berberis* отличается от *Mahonia* наличием колючек и простых листьев, в то время как у *Mahonia* лист сложный и колючки отсутствуют. *Berberis* насчитывает около 490 видов, а *Mahonia* включает в себя 110 видов (Ahrendt, 1961). Кумазава изучил пыльцу четырех видов *Berberis* и двух видов *Mahonia* и отметил, что по типу апертур эти два рода очень близки и уникальны в сем. *Berberidaceae*. Этот же автор указал на наличие мелких ячей (дырочек) на поверхности пыльцевых зерен *Berberis* и *Mahonia*. Кроме этого, Кумазава подчеркнул, что нет закономерности в расположении борозд, которые, по его мнению, в некоторых случаях отсутствуют. Агабабян (1968) отметил, что отдельные опоясывающие по спирали длинные узкие борозды *B. vulgaris* L. могут распадаться на более мелкие неправильно ориентированные бороздки. Архангельский (1973) пишет о слитно-бороздном типе пыльцевых зерен у *Mahonia* и спирально-бороздном у *Berberis*. В настоящей работе изучено 7 видов *Berberis* и 3 вида *Mahonia*.

Berberis dasystachya Maxim.

КНР, Хандяз, перевал через Цинь-Ли, 1 VI 1957, М. П. Петров.

Berberis densiflora Boiss. et Buhse

Джанасан, Караминский р-н, 2 V 1947, Т. Н. Тульчинская.

Berberis poiretii Schneid.
(рис. 2, *5*)

КНР, провинция Ляопин, 8 V 1950, М. Нода, № 331.

Berberis diaphana Maxim.
(рис. 3, *2* — см. вклейку)

Eastern Tibet, Yellow River, 10 VI 1926, J. E. Rock, N 14 008.

Berberis nummularia Bunge
(рис. 3, *5*)

ТаджССР, Канибадамский р-н, окр. с. Рават, среди посевов и по арыку, 19 IV 1962, Д. И. Филатов, № 78.

Berberis heterobotrys, E. Wolf
(рис. 4, *2* — см. вклейку)

Южный Таджикистан, гора Иман-Аскари, к западу от Даран-Иман, 4 VI 1960, В. П. Бочанцев, Т. В. Егорова, № 901.

Berberis dubia Schneid.
(рис. 4, *3*)

Южная Монголия, ущелье Цзосто, 7 V 1908, С. С. Четыркин, № 189.

Mahonia bealei (Fort.) Carr.
(рис. 3, *1*, *3*)

1) Южный Китай, 17 X 1959, коллектор неизвестен, № 123 037; 2) China, X 1887, A. Henry, № 3283.

Mahonia fargesii Takeda
(рис. 3, *4*)

Locus ignotus, 1915, Takeda.

Mahonia mouillacana Schneid.
(рис. 4, *1*)

S-W Kansu, Tao River, h=8800 ft., VI 1925, J. E. Rock, № 12 303.

Пыльцевые зерна *Berberis* сфероидальной формы, диаметром от 52.0—48.4 мкм у *B. heterobotrys* до 38.7—35.2 мкм у *B. poiretii* и 55.5 мкм у *M. bealei*. Толщина экзины 1.7 мкм. На основании данных электронной микроскопии установлено, что пыльцевые зерна *Berberis* и *Mahonia* имеют сходный тип апертур и эти два рода не различаются по типу скульптуры. Борозды бывают зонально-опоясывающие, нередко расположенные в две спирали, или многочисленные, соединенные друг с другом без определенной закономерности. Край борозды неровный, извилистый. Скульптура ямчатая.

По типу ямчатой скульптуры пыльцевые зерна *Berberis* и *Mahonia* проявляют некоторое сходство с оболочкой пыльцы *Nandina*, но отличаются от последней иным типом апертур.

Ranzania japonica T. Ito
(рис. 1, *6*; рис. 4, *4*, *5*)

Монотипный японский род *Ranzania* палинологически был изучен Кумазава (Kumazawa, 1936—1937) и Икузе (Ikuse, 1955, 1956), и оба исследователя установили, что пыльцевые зерна *Ranzania* 6—12-ругового типа. Нами изучен следующий материал:

1) Nagano Pref., Kitaazumi-qun, Mt. Shzouma, 7 X 1971, M. Shimura, № 102 152; 2) Fukushima Pref., Himoemata-mura, Numayama Pass., 13 VI 1909, D. Hoshi, № 102 151.

Пыльцевые зерна биполярно-трехлучевые с переходом к меридионально-трехбороздным; концы борозд закругленные, чаще всего сливаются друг с другом на проксимальном полюсе; сфероидальные, размером 45.8 мкм. Толщина экзины 1.8 мкм. Ширина борозд 3.0—4.0 мкм. Длина лучей щели 15.6, ширина — 3.0—4.0 мкм. Ультраскульптура ямчатая. По типу скульптуры пыльцевые зерна *Ranzania* сходны с пыльцевыми зернами *Berberis* и *Mahonia*.

В результате проведенного нами сравнительно-палинологического изучения некоторых видов *Berberidaceae* s. l. выявлены значительные различия между ними по характеру поверхности спородермы и типам апертур. Ямчатой скульптурой характеризуются трехбороздные пыльцевые зерна монотипного рода *Nandina*. По типу скульптуры определенное сходство с *Nandina* проявляют *Berberis* и *Mahonia*. Пыльцевые зерна *Berberis* и *Mahonia* практически не различаются по морфологии и отличаются от остальных родов *Berberidaceae* особым типом апертур. Трехбороздные пыльцевые зерна *Podophyllum* имеют бугорчатую поверхность, причем форма бугорков и их величина являются видовыми признаками в этом роде. В отличие от всех изученных родов *Berberidaceae* s. l. только пыльцевые зерна *Diphylleia* имеют на поверхности шипы. Величина шипов, их форма и расположение являются характерными признаками пыльцевых зерен видов *Diphylleia*.

Впервые для рода *Ranzania* установлен новый в сем. *Berberidaceae* s. l. тип пыльцевых зерен — биполярно-трехлучевой. Роды *Ranzania*, *Berberis* и *Mahonia*, обладающие рядом сходных морфологических признаков (раздражимые тычиночные нити, наличие нектароносных мешочков при основании внутренних лепестков, плод ягода (Kumazawa, 1937), по-видимому, одинаковое основное число хромосом x=7 — Косенко, 1979), не различаются и по характеру ультраскульптуры пыльцевых зерен. Однако пыльцевые зерна монотипного японского рода *Ranzania* обладают иным типом апертур, а именно они, как правило, биполярно-трехлучевые с переходом к меридионально-трехбороздным. Наши результаты подтверждают точку зрения Архангельского (1971) о выделении *Ranzania* в самостоятельную трибу, а *Mahonia* — в подтрибу *Berberidoideae*. Полученные нами данные показывают, что по палинологическим признакам род *Ranzania* следует рассматривать как один из самых примитивных в сем. *Berberidaceae* s. l., а типы пыльцевых зерен *Berberis* и *Mahonia* — как производные от типа Ranzania.

В заключение приношу глубокую благодарность своему научному руководителю А. Л. Тахтаджяну и Д. Б. Архангельскому за помощь и внимание, оказанные мне при выполнении данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Агабабян В. Ш. 1968. Палинология *Magnolianae*. I. Палиноморфология. Уч. зап. Ереван. гос. унив., ест. науки, 3, 108. — 1973. Пыльца примитивных покрытосеменных.

Архангельский Д. Б. 1971. Палинотаксономия *Berberidaceae* Jussieu. Тез. докл. к III Междунар. палинолог. конф. Новосибирск. — 1973. Палинотаксономия семейства *Berberidaceae*. В кн.: Морфология пыльцы и спор современных растений. Л.

Архангельский Д. Б., З. Т. Артюшенко. 1975. Пыльцевые зерна. В кн.: Федоров А. А., З. Т. Артюшенко. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.

Архангельский Д. Б., А. Л. Тахтаджян. 1972. Морфология пыльцевых зерен *Leontice* L., *Gymnospermium* Spach и близких родов семейства *Berberidaceae*. Бот. ж., 57, 8.

Иванова А. В., Е. М. Аветисян. 1953. О нектарниках и микроспорах семейства барбарисовых. Изв. АН Арм. ССР, 6, 9.

Косенко В. Н. 1979. Сравнительно-кариологическое изучение представителей семейства *Berberidaceae* s. l. Бот. ж., 64, 11.

Куприянова Л. А. 1972. *Berberidaceae*. В кн.: Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР, I. Л.

Оганезова Г. Г. 1977. К методике изучения строения черешка на примере семейства барбарисовых. Бот. ж. Армении, 30, 11.

Самойлович С. Р. 1950. *Berberidaceae*. В кн.: Пыльцевой анализ. М.
Селиванова-Городкова Е. А. 1969. О двух гималайских подофиллах (*Podophyllum* L.). Бот. ж., 54, 8.
Сладков А. Н. 1967. Введение в спорово-пыльцевой анализ.
Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. — 1970. Происхождение и расселение цветковых растений.
Ahrendt L. W. A. 1961. *Berberis* and *Mahonia*. Ataxonomical revision. J. Linn. Soc. (Bot.), 57.
Beug H. J. 1963. Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebite. 1.
Buchheim G. 1964. *Berberidaceae*. — In: A. Englers. Syllabus der Pflanzenfamilien, 11, Berlin—Nikolassee.
Edgeworth M. 1879. Pollen. II. London.
Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. (An Introduction to Palynology. I). Stockholm.
Himmelbaur W. 1913. Die Berberidaceen und ihre Stellung im System. Denks. Akad. Wiss. Wien, 89.
Hipko P. 1965. Vergleichende morphologische und etwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. Bot. Jahrb., 3, 84, 4.
Hutchinson J. 1959. The families of flowering plants. Oxford, 1.
Ikuse M. 1955. General survey list of pollen grains in Japan (3). *Ranales*. J. Jap. Bot., 30, 4. — 1956. Pollen grains of Japan. Tokyo.
Kumazawa M. 1936—1937. Pollen grains morphology in *Ranunculaceae*, *Lardizabalaceae* and *Berberidaceae*. Jap. J. Bot., 8, 1. — 1937. *Ranzania japonica* (*Berberid.*). Its morphology, biology and systematic affiniies. Jap. J. Bot., 9.
Mitroiu N. 1963. Contributii la studiul palinologie al unor familii dintre Polycarpicae (*Ranales*). Studii si cercetari de biol. Ser. Biol. Veg., 15, 2. — 1970. Etudes morphopoliniques et aspects embryologues sur les «Polycarpicae» et *Helobiae* avec des considerations phylogenetiques. Acta Bot. Hort. Bucurest, 1969.
Mohl H. 1835. Sur la structure et les formes des grains de Pollen. Ann. Sci. Nat. Bot., 111.
Purkinje J. E. 1830. De celluls antherarum fibrosis necnon de granorum pollinarium formis commentatio phytotomica. Vratislaviae.
Shimakura M. 1973. Palynomorphs of japanese Plants. Spec. Publ. Osaka Mus. Nat. Hist., 5.
Ting S. 1949. Illustrations of pollen grains of some chinese plants. Bot. Not., 4.
Willis J. C. 1966. A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 VI 1979.

SUMMARY

For the first time morphology of the pollen grains of six genera of *Berberidaceae* s. l. has been investigated by means of scanning microscope Cwikscan-100. The study revealed different ultrasculpture of the pollen grains: foveolate — in *Berberis*, *Mahonia*, *Ranzania*, *Nandina*; tuberculate — *in Podophyllum* and spinose — in *Diphylleia*. For the first time bipolar-3-laesurato-fissurate pollen grains with transition to 3-colpate type ones were discovered in monotypic japanese genus *Ranzania*. This bipolar-rimate type probably may be considered as initial for the formation of 3-colpate pollen grains.

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.311.344 : 578.086

Н. В. Белицер, В. Р. Субелиани

УЛЬТРАСТРУКТУРНОЕ И ЦИТОХИМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ МИКРОТЕЛЕЦ В КЛЕТКАХ КОРНЕВОЙ МЕРИСТЕМЫ ЯЧМЕНЯ

N. V. BELITSER, V. R. SUBELIANI. ULTRASTRUCTURAL AND CYTOCHEMICAL INVESTIGATION OF MICROBODIES IN BARLEY ROOT CELLS

Проведено электронномикроскопическое исследование клеток корня ячменя через 2 ч 40 мин, одни, двое и трое суток после намачивания семян. Микротельца идентифицированы с помощью цитохимического диаминобензидинового метода и совокупности структурных и топографических критериев. Обсуждаются проблемы, связанные с цитохимическим выявлением микротелец способами их биогенеза и мультипликации и возможной функциональной нагрузкой.

В клетках высших растений наиболее хорошо изучены такие разновидности микротелец, как пероксисомы зеленых листьев и глиоксисомы запасающих тканей семян и проростков масличных растений (Vigil, 1973; Richardson, 1974; Frederick et al., 1975; Gerhardt, 1978, и др.). В других типах клеток, в частности в корневой меристеме, генезис и функциональная нагрузка этих органелл исследованы значительно меньше. Попытки морфологической и цитохимической идентификации микротелец в клетках корней в некоторых случаях привели к отождествлению их с так называемыми фрагмосомами Портера и Мачадо (Porter, Machado, 1960) и цитосомами, описанными в 1966 г. Молленхауэром с соавторами (Mollenhauer et al., 1966). Однако результаты цитохимического изучения микротелец корневых меристем с помощью модификаций диаминобензидинового метода локализации пероксидазной активности каталазы далеко не однозначны. Обнаружить активность маркерного фермента микротелец — каталазы — удалось лишь немногим авторам (Marty, 1971; Poux, 1972; Hanzely, Vigil, 1975), вследствие чего сложилось представление об отсутствии цитохимически выявляемой каталазы в микротельцах корней гороха (Hall, Sexton, 1972), лука (Goff, 1975) и тыквы (Coulomb, 1971). Обнаружение в микротельцах некоторых тканей корня активности кислой фосфатазы (Coulomb, 1971; Poux, 1972) послужило основанием для интерпретации этих структур как фитолизосом, принципиально отличных от микротелец (пероксисом) клеток животных (Coulomb, 1971). Таким образом, в настоящее время не имеется общепринятых представлений об основных кардинальных свойствах данного класса органелл в корнях проростков высших растений. Наряду с редко встречающимся мнением об их лизосомальной функции высказывается предположение о том, что они играют какую-то роль в заложении клеточной оболочки при цитокинезе (Hanzely, Vigil, 1975); на основании биохимического изучения ферментного состава микротельца корневых меристем отнесены к типу «недифференцированных», обладающих ограниченным набором ферментов (Parish, 1972). Различные точки зрения существуют и на происхождение и мультипликацию этих органелл; наиболее распространено мнение о возникновении их из терминальных расширений эндоплазматического ретикулума

(Vigil, 1970; Gonzalez, Beevers, 1976; Bowden, Lord, 1977), хотя вполне вероятной представляется и мультипликация путем фрагментации или почкования предсуществующих органелл (Manton, 1961; Poux, 1972). В связи с вышеизложенным целью настоящей работы было исследование структуры, топографии и локализации активности каталазы микротелец в корешках набухающих и прорастающих семян.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Зародышевые корни ячменя *Hordeum vulgare* L. фиксировали через 2 ч 40 мин, одни, двое и трое суток после замачивания зерновок в дистиллированной воде на фильтровальной бумаге в чашках Петри. Фиксацию проводили 3%-м раствором глутаральдегида на 0.1 *М* какодилатном буфере (pH 7.0) в течение 12—14 ч, вначале (2 ч) при комнатной температуре, затем — при 0—4° С. Для ультраструктурного изучения корни после промывания буфером постфиксировали 1%-м раствором OsO_4 в течение 6—12 ч, обезвоживали в серии этанола возрастающей концентрации, переводили в пропиленоксид и заливали в смесь эпона и аралдита. Ультратонкие срезы изготовляли на ультрамикротоме ЛКБ-III, снимали на однощелевые бленды, покрытые напыленной углем формваровой пленкой, и изучали в электронном микроскопе ДжЕМ-100Б. Для локализации активности каталазы применяли ДАБ-реакцию; инкубацию проводили в темноте при 37° С сразу же после продолжительной префиксации глутаральдегидом и короткого споласкивания буфером, что предотвращает диффузию растворимой каталазы из матрикса микротелец (Fahimi, 1974). Инкубационная среда содержала 0.2 мл свежеприготовленной 3%-й H_2O_2, 9.8 мл трис-HCl или глицинового буфера и 20 мг ДАБ фирмы «Serva»; pH инкубационной среды доводили до 10.1—10.5 с помощью 4%-й NaOH. Продолжительность инкубации составляла 4 ч; в ряде случаев была предпринята двухэтапная инкубация (замена инкубационной среды свежеприготовленной через 1—1.5 ч после начала инкубации). В качестве контроля использовалась инкубация без H_2O_2.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ультраструктурное исследование клеток зародышевого корешка показало, что через 2 ч 40 мин после замачивания семян в них обнаруживается большое количество интактных липидных глобул, расположенных свободно в цитоплазме и образующих плотные упорядоченные слои вокруг белковых телец и непосредственно под плазмалеммой (рис. 1 — см. вклейку). Помимо варьирующих по размеру электронноплотных белковых телец с одним или несколькими электроннопрозрачными включениями, среди липидных глобул рассеяны митохондрии с набухшим просветленным матриксом, единичные крупные пластиды и немногочисленные округлые или удлиненные органеллы диаметром 0.2—0.4 мкм, ограниченные одной мембраной, с однородным тонкогранулярным матриксом, лишенным включений и менее осмиофильным, чем матрикс белковых телец (рис. 1, *а*—*в*). Эти органеллы идентифицированы нами как микротельца, поскольку инкубация в ДАБ-содержащей среде повышает их осмиофильность (рис. 1, *г*, *д*), очевидно, за счет формирования электронноплотного продукта реакции, называемого осмиевым черным (Seligman et al., 1968). Дополнительным морфологическим признаком, позволяющим идентифицировать микротельца на ультратонких серийных срезах, были обнаруженные нами характерные выросты или петли, описанные для некоторых типов микротелец в клетках животных и растений (Грубан, Рехцигл, 1972). Хотя такие микротельца встречаются в контакте с липидными глобулами, преимущественная локализация последних вокруг микротелец не наблюдается (рис. 1).

Через одни сутки количество липидных глобул в клетках растущего корешка заметно уменьшается; сохранившиеся глобулы локализованы

в основном по периферии клеток в тесном контакте с плазмалеммой. На данной стадии прорастания пространственная ассоциация липидных глобул с микротельцами выявляется более четко (рис. 2, *а*, *в* — см. вклейку); в ряде случаев нам удалось обнаружить тройные комплексы, состоящие из липидных глобул, мелких вакуолей, образующихся в результате автолиза белковых телец и микротелец с положительной ДАБ-реакцией (рис. 2, *б*).

Через двое суток структура и топография большинства микротелец такие же, как и через одни сутки, однако обнаруживаются микротельца, контактирующие только с мелкими вакуолями (рис. 2, *г*), а также микротельца с глубокими инвагинациями (рис. 2, *д*). Липидные глобулы на данном этапе прорастания семян тесно ассоциированы с вакуолями, еще содержащими остатки белкового матрикса (рис. 2, *д*), и часто встречаются внутри таких вакуолей.

Через трое суток в активно делящихся меристематических клетках имеются лишь единичные липидные глобулы, а клетки, начинающие дифференцироваться путем роста растяжением и формирования крупных вакуолей, полностью лишены включений запасных липидов. Эти два типа клеток корней 3-суточных проростков ячменя отличаются по популяциям микротелец. В клетках первого типа мелкие микротельца по-прежнему встречаются в цитоплазме в контакте с липидными глобулами и вакуолями или же без них (рис. 3, *а*, *б*; 4, *а*, *б* — см. вклейки). В более дифференцированных клетках обнаружены группы мелких микротелец, расположенных цепочками, и наряду с ними — значительно более крупные органеллы, образующие ассоциации типа «плотных контактов» с цистернами шероховатого эндоплазматического ретикулума (рис. 4, *в*, *г*). В отдельных случаях в таких микротельцах появлялись признаки усложнения внутренней организации, в частности возникали упорядоченные нитевидные структуры (рис. 4, *в*). Тест Гомори на кислую фосфатазу выявил отдельные гранулы фосфата свинца, приуроченные к микротельцам и прилегающим к ним каналам эндоплазматического ретикулума, однако такое распределение продукта реакции было сравнимым с цитоплазматическим «фоном» (рис. 4, *в*, *г*).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проблема цитохимической идентификации микротелец в клетках корневых меристем

Проведенное исследование показало, что применение модификаций диаминобензидинового метода, заключающихся в удлинении срока инкубации, повышении pH среды до 10 и обновлении ее состава (двухэтапная инкубация), позволяет выявить пероксидазную активность каталазы в матриксе микротелец клеток зародышевого корешка и корневой меристемы ячменя. При данных условиях проведения цитохимической реакции отсутствие H_2O_2 в инкубационной среде лишь незначительно снижало осмиофильность матрикса микротелец (рис. 1, *г*). Очевидно, причина этого заключается в наличии терминальных оксидаз, успевающих продуцировать эндогенную H_2O_2 за время продолжительной 4-часовой инкубации (Frederick, Newcomb, 1969). Присутствие в клетках зародышевого корешка большого количества белковых телец различного размера, в том числе сравнимых с микротельцами, тем не менее затрудняет идентификацию последних. Вследствие этого для идентификации клеточных компонентов необходимо использование дополнительных структурных и топографических критериев, обнаруженных нами с помощью серийных срезов. Таким критерием, в частности, служит наличие в каждом, даже в самом мелком белковом тельце светлой полости, содержащей электронноплотное включение (рис. 1, *а*, *г*, *д*). Эти полости соответствуют глобоидам, а электронноплотные включения являются отложениями фитина (Jacobsen et al., 1971). Кроме того, большинство белковых телец и возникающих из них вакуолей через одни сутки после намачивания семян окружены цистер-

нами шероховатого эндоплазматического ретикулума (рис. 1, *б*; 2, *в*); такая пространственная связь, очевидно, позволяет быстро использовать аминокислоты, образующиеся в результате гидролиза запасного белка, для синтеза новых белковых компонентов клеток прорастающего семени. Исследование с помощью серийных срезов структуры микротелец показало, что на ранних этапах набухания семян эти органеллы образуют своеобразные цитоплазматические выросты типа петель; такие картины, очевидно, отражают появление в микротельцах глубоких инвагинаций, способствующих увеличению их поверхностного контакта с цитоплазмой (рис. 1, *а—г*). Еще одно обстоятельство, затрудняющее цитохимическую идентификацию микротелец в клетках корневой меристемы, заключается в интенсивной ДАБ-позитивной активности мелких вакуолей, формирующихся из белковых телец в процессе автолиза и фрагментации последних (рис. 3, *а—в*; см. также: Parish, 1975). Серийные срезы, однако, обнаруживают светлые полости внутри мелких вакуолей, в которых продукт ДАБ-реакции, обусловленной активностью истинных пероксидаз (Parish, 1975), откладывается преимущественно на внутренней поверхности тонопласта (рис. 3, *а—в*). В матриксе микротелец наблюдается гомогенное распределение осмиевого черного, образующегося в результате пероксидазной активности каталазы (рис. 2, *а*,*б*; 3,*а*). Инкубация в ДАБ-содержащей среде меняет также соотношение электронной плотности микротелец и липидных глобул: без инкубации липидные глобулы через одни, двое и трое суток выглядят на ультратонких срезах более темными, чем микротельца (рис. 2, *в—д*; 4, *а*), в инкубированном материале — наоборот (рис. 2, *а*, *б*; 3, *а*). Таким образом, проведенное исследование показало наличие цитохимически выявляемой каталазы в микротельцах корневой меристемы ячменя и позволило с помощью совокупности цитохимических тестов, структурных и топографических критериев отличать эти органеллы от других клеточных компонентов.

Возможная функциональная нагрузка и механизмы мультипликации микротелец

Многочисленными биохимическими и цитологическими исследованиями установлено, что в клетках, богатых запасными липидами, микротельца принимают активное участие в метаболизме последних, осуществляя цепь реакций, ведущих к превращению продуктов гидролиза нейтральных триглицеридов в растворимые углеводы. Поскольку клетки зародышевого корешка набухающих зерновок ячменя содержат большое количество липидных глобул, быстро исчезающих во время прорастания, следует ожидать, что микротельца в этот период выполняют свою глиоксисомную функцию. Тесная пространственная связь этих двух клеточных компонентов, однако, не была обнаружена нами на ранних сроках набухания семян; так, через 2 ч 40 мин топография липидных глобул была такая же, как и в сухом семени, т. е. характеризовалась преимущественным расположением вокруг белковых телец и в контакте с плазмалеммой. Интересно отметить, что цитоплазматические липидные тельца в это время полностью интактны, в то время как периферические подвергаются интенсивному гидролизу за счет формирования внедряющихся в них инвагинаций плазмалеммы (Белицер, 1978а, б). Через одни сутки после намачивания подавляющее большинство микротелец выявляется в контакте с липидными глобулами, что свидетельствует об их глиоксисомной функции. Обнаружение так называемых тройных комплексов подтверждает совместное участие в процессах липолизиса микротелец и мелких вакуолей (Белицер, 1978а). Через двое суток популяция микротелец отличается заметной гетерогенностью. Как мелкие, так и крупные микротельца нередко контактируют с вакуолями; липидные глобулы в свою очередь также ассоциированы с вакуолями, образующимися в результате автолиза внутреннего содержимого белковых телец; пространственные ассоциации между микротельцами и липидными глобулами наблюдаются лишь изредка. Полученные данные

позволяют заключить, что в богатых запасными липидами клетках корешков быстрая мобилизация липидных ресурсов осуществляется сложным путем, причем на последовательных этапах прорастания ведущую роль в процессах липолизиса играют различные клеточные компоненты: вначале — плазматическая мембрана, затем — микротельца и единичные мелкие вакуоли, позднее — многочисленные вакуоли, образующиеся в результате автолиза и фрагментации белковых телец. Таким образом, в отличие от клеток эндосперма клещевины и семядолей масличных растений, где переработка запасных липидов осуществляется главным образом микротельцами (Vigil, 1970, 1973; Frederick at al., 1975), в клетках зародышевого корешка микротельца принимают лишь незначительное участие в быстром гидролизе и утилизации липидных ресурсов. По мере истощения запасов жира функция микротелец, очевидно, меняется; так, известно, что в зеленеющих органах растений глиоксисомы превращаются в пероксисомы путем изменения ферментного состава в пределах одной и той же популяции микротелец (Burke, Trelease, 1975). В делящихся меристематических клетках корней лука микротельца предположительно играют какую-то роль в процессах формирования срединной пластинки (Hanzely, Vigil, 1975); как указывают авторы цитированной работы, это свойство микротелец может быть уникальной особенностью данного объекта. Действительно, в исследованном нами материале не обнаружено преимущественной локализации микротелец в зоне фрагмопласта и первичной клеточной оболочки (рис. 3,*в*; 4,*а*). В интенсивно делящихся невакуолизированных клетках, однако, наблюдается неравномерное распределение микротелец в основном по периферии клетки, вблизи как «старых», так и «новых» оболочек (рис. 4, *а*, *б*). Функциональный смысл такой локализации в настоящее время неясен.

Наибольший интерес, с нашей точки зрения, представляют резкие отличия в популяции микротелец, обнаруженные в начинающих дифференцироваться клетках корневой меристемы. В результате проведенного исследования выявлены определенные закономерности топографии таких микротелец: более крупные органеллы всегда тесно ассоциированы с цистернами шероховатого эндоплазматического ретикулума, мелкие расположены цепочками, либо кластерами, нередко соединены между собой. Такая топография предполагает определенный путь мультипликации и дифференцировки микротелец: по-видимому, эти органеллы размножаются путем почкования или фрагментации, причем росту и «созреванию» более мелких форм в более крупные может способствовать плотный контакт с цистернами эндоплазматического ретикулума (Heath, 1977). Являются ли крупные, структурно дифференцированные микротельца конечным этапом их функциональной дифференцировки и специализации, или же такие органеллы способны дать начало колонии более мелких форм, в настоящее время неизвестно. Остается также невыясненной роль микротелец в метаболизме истинно меристематических и дифференцирующихся клеток корней. Ясно лишь, что первоначальное предположение об их возможной лизосомальной функции не находит дальнейших подтверждений. Полученные нами данные не позволяют также согласиться с широко распространенными представлениями о возникновении микротелец только лишь от эндоплазматического ретикулума; в исследованном нами материале различные формы микротелец, по-видимому, имеют онтогенетическую преемственность и образуют отдельный класс клеточных органелл, способных, однако, существенно изменяться в процессе онтогенеза клетки.

ЛИТЕРАТУРА

Белицер Н. В. (1978а). Лизосомная система и микротельца в клетках растений и животных. Автореф. докт. дис., Л. — Белицер Н. В. (1978б). Субклеточные механизмы мобилизации запасных липидов. Тез. докл. IV Всес. симпозиума «Электронная микроскопия в ботанических исследованиях». Рига. — Грубан З., М. Рехцигл. (1972). Микротельца и родственные им структуры. — Bowden L., J. M. Lord. (1977). Serological and developmental relationships between endoplasmic reticulum and glyoxysomal proteins of castor bean endosperm. Planta, 134, 267. —

Burke J. J., R. N. Trelease. (1975). Cytochemical demonstration of malate synthase and glycolate oxidase in microbodies of cucumber cotyledons. Plant Physiol., 56, 710. — Coulomb Ph. (1971). Phytolysosomes dans le méristème radiculaire de la courge (*Cucurbita pepo* L., *Cucurbitaceae*). Activité phosphatasique acide et activité peroxydasique. C. r. Acad. Sci., D272, 1229. — Fahimi H. D. (1974). Effect of buffer storage on fine structure and catalase cytochemistry of peroxisomes. J. Cell Biol., 63, 675. — Frederick S. E., P. J. Gruber, E. N. Newcomb. (1975). Plant microbodies. Protoplasma, 84, 1. — Frederick S. E., E. N. Newcomb. (1969). Cytochemical localization of catalase in leaf microbodies (peroxisomes). J. Cell Biol., 43, 343. — Gerhardt B. (1978). Microbodies (Peroxisomen) pflanzlicher Zellen. Cell Biology Monographs. — Goff C. W. (1975). A light and electron microscopic study of peroxidase localization in the onion root tip. Amer. J. Bot., 62, 280. — Gonzalez E., H. Beevers. (1976). Role of the endoplasmic reticulum in glyoxysome formation in castor bean endosperm. Plant Physiol., 57, 406. — Hall J. L., R. Sexton. (1972). Cytochemical localization of peroxidase activity in root cells. Planta, 108, 103. — Hanzely L., E. L. Vigil. (1975). Fine structural and cytochemical analysis of phragmosomes (microbodies) during cytokinesis in *Allium* root tip cells. Protoplasma, 86, 269. — Heath B. (1977). Morphology and ontogeny of microbodies in the oomycete fungus *Sapromyces elongatus*. Canad. J. Bot., 55, 556. — Jacobsen J. V., R. B. Knox, N. A. Pyliotis. (1971). The structure and composition of aleurone grains in the barley aleurone layer. Planta, 101, 189. — Manton T. (1961). Observations on phragmosomes. J. Exper. Bot., 12, 108. — Marty F. (1971). Peroxysomes et compartiment lysosomal dans les cellules du méristème radiculaire d'*Euphorbia characias* L.: une étude cytochimique. C. r. Acad. Sci., D273, 2504. — Mollenhauer H. H., D. J. Morré, A. G. Kelley. (1966). The widespread occurence of plant cytosomes resembling animal microbodies. Protoplasma, 62, 44. — Parish R. W. (1972). Urate oxidase in peroxisomes from maize root tips. Planta, 104, 247. — Parish R. W. (1975). The lysosome concept in plants. I. Peroxidases associated with subcellular and wall fractions of maize root tips: implications for vacuole development. Planta, 123, 1. — Porter K. R., R. D. Machado. (1960). Studies on the endoplasmic reticulum. IV. Its form and distribution during mitosis in cells of onion root tips. J. Biophys. Biochem. Cytol., 7, 167. — Poux N. (1972). Localisation d'activités enzymatiques dans le méristème radiculaire de *Cucumis sativus* L. IV. Reactions avec la diaminobenzidine mise en evidence de peroxysomes. J. Microscopie, 14, 183. — Richardson M. (1974). Microbodies (glyoxysomes and peroxysomes) in plants. Sci. Progr. Oxf., 61, 41. — Seligman A. M., M. J. Karnovsky, H. L. Wasserkrug, J. S. Hanker. (1968). Nondroplet ultrastructural demonstration of cytochrome oxidase activity with a polymerizing osmiophilic reagent, diaminobenzidine (DAB). J. Cell Biol., 38, 1. — Vigil E. L. (1970). Cytochemical and developmental changes in microbodies (glyoxysomes) and related organelles of castor bean endosperm. J. Cell Biol., 46, 435. — Vigil E. L. (1973). Structure and function of plant microbodies. Sub-Cell. Biol. Chem., 2, 237.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 13 IX 1979.

УДК 581.524.44 : 582.951

Г. П. Федосеева

ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА *SOLANACEAE*

G. P. FEDOSEEVA. PLANT PHOTOSYNTHETIC APPARATUS CHARACTERISTIC IN THE FAMILY *SOLANACEAE*

У 51 вида растений (75 образцов) из 9 родов сем. *Solanaceae* проведена оценка структуры и функциональной активности фотосинтетического аппарата по 20 экспериментальным и расчетным показателям: числу хлоропластов и клеток мезофилла, размерам клеток палисадной ткани и хлоропластов, по интенсивности фотосинтеза и содержанию хлорофилла при разных способах расчета и т. д. Построены кривые распределения по классам разных показателей фотосинтетического аппарата и определены модальные классы признаков. Данные могут быть использованы при обсуждении эволюционных и филогенетических аспектов фотосинтеза.

Кроме того, приведены значения 10 коэффициентов корреляций между парными показателями фотосинтетического аппарата.

Для познания эволюции фотосинтетического аппарата растений необходимо всестороннее изучение листа как органа фотосинтеза у представителей разных таксономических групп.

Нами в качестве объектов были выбраны растения из сем. *Solanaceae*, к которому относятся травы, кустарники и деревья. На растениях рода *Solanum*, включающего много дикорастущих клубненосных растений, примитивных культурных видов картофеля и селекционных сортов, С. М. Букасов и А. Я. Камераз (1959) изучали морфологию листа. Нами на этих же группах растений определена степень воздействия селекции на структурную и функциональную организацию фотосинтетического аппарата (Федосеева, Багаутдинова, 1977).

Задача настоящего исследования состояла в изучении структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата у возможно большего числа видов растений сем. *Solanaceae* с целью использования полученных данных при обсуждении эволюционных и филогенетических аспектов фотосинтеза.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Опытными объектами были растения из 9 родов сем. *Solanaceae*, в том числе дикорастущие и примитивные культурные виды картофеля (табл. 1).

Дикие виды картофеля (всего 11 видов, 22 образца) представлены растениями, относящимися к южно- и североамериканским сериям. Из первых были изучены серии *Glabrescentia*, *Tuberosa*, *Transequatorialia* и *Acaulia*, из вторых — *Demissa* и *Trifida*.

Культурные примитивные виды представлены несколькими образцами *Solanum tuberosum* (сер. *Tuberosa*) и видами сер. *Andigena* (всего 19 видов, 26 образцов).

Семенной и посадочный материал дикорастущих видов картофеля был получен из Пушкинских лабораторий Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства. Посадочный материал культурных примитивных видов — из отдела картофеля Уральского научно-исследовательского института сельского хозяйства (Свердловск), семена других растений сем. *Solanaceae* — из ботанических садов СССР.

Опыты проводили в ботаническом саду Уральского государственного университета им. А. М. Горького в вегетационные периоды 1973—1974 гг.

Растения выращивали на делянках.

Оценку фотосинтетического аппарата проводили по 20 экспериментальным и расчетным показателям. Измеряемыми характеристиками являлись интенсивность фотосинтеза (Мокроносов, Добров, 1973), содержание хлорофилла (Шлык, 1971), число хлоропластов в клетках палисадной и губчатой ткани, количество клеток мезофилла в 1 см^2 листа, размеры клеток и хлоропластов (Мокроносов, Борзенкова, 1978), площадь и толщина листа. В опытах использовали листья средних ярусов, завершившие рост.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Структурная организация фотосинтетического аппарата у растений сем. *Solanaceae*

Растения сем. *Solanaceae* резко отличаются по размерам листьев (площади и толщине). Самые крупные листья с площадью 410—460 см^2 обнаружены у *Nicotiana alata*, *Datura fastuosa* и *D. stramonium*, мелкие с площадью 22.5 см^2 — у *Physalis ixocarpa*. По толщине листовой пластинки виды различаются примерно в 2.5 раза: пределы варьирования данного показателя — 170—420 мкм.

При изучении поперечных срезов листьев установлено, что у всех без исключения видов сем. *Solanaceae* наблюдается дифференциация мезофилльной ткани на столбчатую и губчатую. Палисадная паренхима имеет 1—2 слоя клеток правильной цилиндрической формы. Губчатая ткань многослойна и состоит из клеток неправильной формы.

Данные опытов по исследованию структуры листа на уровне фотосинтезирующих тканей и клеток представлены в виде кривых распределе-

ТАБЛИЦА 1

Список видов растений сем. *Solanaceae*, используемых в опыте

Род	Вид	Число образцов
Solanum	*S. persicum* Willd. ex Roem. et Schult.	1
	S. luteum Mill.	1
	S. dulcamara L.	1
	S. nigrum L.	1
	Дикорастущие виды картофеля	
	S. chacoense Bitter, 2x=24	3
	S. chacoense Bitter, 4x=48	2
	S. maglia Schlecht.	1
	S. molinae Juz.	1
	S. acaule Bitter	1
	S. neohawkesii (Ochoa) Correll	1
	S. kurtzianum Bitter et Wittm., 2x=24	3
	S. kurtzianum Bitter et Wittm., 4x=48	2
	S. semidemissum Juz. et Buk.	1
	S. trifidum Correll, 2x=24	1
	S. trifidum Correll, 4x=48	1
	S. rionegrinum Lechn., 2x=24	1
	S. rionegrinum Lechn., 4x=48	1
	S. microdontum Bitter, 2x=24	1
	S. microdontum Bitter, 4x=48	1
	S. chavinense Correll	1
	Культурные примитивные виды картофеля	
	S. kesselbrenneri Juz. et Buk.	4
	S. kesselbrenneri bogotense Lechn.	3
	S. stenotomum Juz. et Buk.	1
	S. ciezae Buk. et Lechn.	3
	S. demissum Lindl.	1
	S. demissum×*S. tuberosum*	1
	S. rybinii Juz. et Buk.	2
	S. phyreja Juz. et Buk.	1
	S. phyreja rubescens Lechn.	2
	S. boyacense Juz. et Buk.	1
	S. andigenum var. *huamanuma* (Buk. et Lechn.) Lechn.	1
	S. andigenum var. *funzanum* (Buk.) Lechn.	1
	S. andigenum var. *lapazense* (Buk.) Lechn.	1
	S. andigenum ssp. *tarmense* Buk. et Lechn.	1
	S. andigenum var. *caiceda* (Buk.) Lechn.	1
	S. andigenum var. *sihuanum* Buk. et Lechn.	1
	S. andigenum var. *chiarimilla* (Buk. et Lechn.) Lechn.	1
	S. andigenum var. *sunchchu* (Buk. et Lechn.) Lechn.	1
Lycopersicon	*L. esculentum* Mill.	1
Hyoscyamus	*H. albus* L.	1
	H. niger L.	1
	H. pusillus L.	1
Datura	*D. metel* L.	1
	D. stramonium L.	1
	D. fastuosa L.	1
	D. innoxia Mill.	1
Nicotiana	*N. odorata* Hort.	1
	N. affinis Hort.	1
	N. tabacum L., n=12	1
	N. tabacum L., 2n=24	1
	N. alata Link et Otto, 2n=18	1
	N. alata Link et Otto, 4n=36	1
	N. rustica L.	2
Petunia	*P. hybrida* Hort. ex Vilm.	1
Nicandra	*N. physaloides* (L.) Gaerth.	2
Physochlaina	*Ph. physaloides* (L.) G. Don	1
Physalis	*Ph. ixocarpa* Brot.	1
	Ph. alkekengi L.	1

Примечание. Названия родов и видов приведены по «Флоре СССР» (т. 22, 1955); Index Kewensis (Suppl. 9, 1938; Suppl., 10, 1947; Suppl., 11, 1953). С этой целью также использовали работы: Букасов С. М., А. Я. Камераз, 1959. Основы селекции картофеля; Культурная флора СССР, т. IX, Картофель (1971).

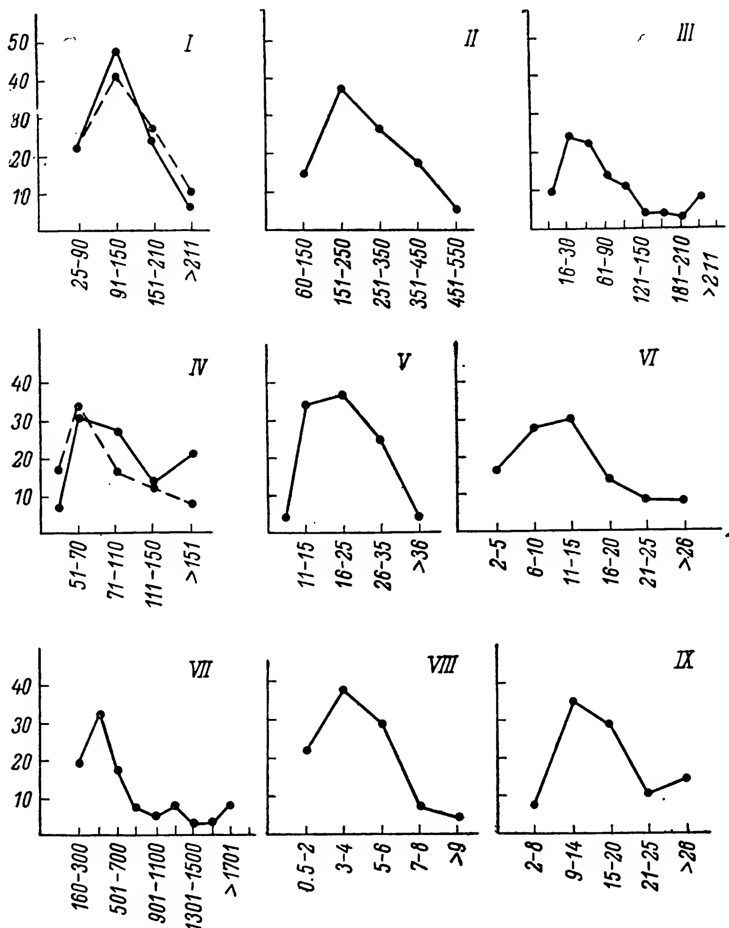


Рис. 1. Кривые распределения по классам структурных характеристик фотосинтетического аппарата растений сем. *Solanaceae*.

I — число клеток в палисадной (*сплошная линия*) и губчатой (*штриховая*) тканях, тыс./см²; *II* — сумма клеток мезофилла, тыс./см²; *III* — объем клетки палисадной ткани, тыс. мкм³; *IV* — число хлоропластов в клетке палисадной (*сплошная линия*) и губчатой (*штриховая*) тканей; *V* — суммарное число хлоропластов, млн/см²; *VI* — объем хлоропластов во всей клетке (объем клетки, %); *VII* — объем клетки, соответствующий одному хлоропласту, мкм³; *VIII* — индекс проективной поверхности хлоропластов; *IX* — индекс поверхности наружных мембран хлоропласта, см²/см² листа. Здесь и на рис. 2 *на оси абсцисс* даны числовые классы признака, *на оси ординат* — встречаемость видов (в %) к общему числу изученных видов.

ния по классам разных характеристик (рис. 1). Ассимиляционная ткань оценена по числу клеток, их размерам и насыщенности хлоропластами единицы площади листа, клетки — по количеству хлоропластов в них и их размерам. Одновременно с этим был найден ряд расчетных показателей, характеризующих пластидно-цитоплазменные взаимоотношения. Способы их вычисления описаны в работе А. Т. Мокроносова и Р. А. Борзенковой (1978).

При подсчете числа клеток палисадной и губчатой тканей в 1 см² листа обнаружено, что их соотношение в среднем близко к единице. Число клеток обоих типов тканей на единицу площади листа варьирует от 25—45 тыс. (*Nicotiana rustica*, *N. affinis*, *Solanum chacoense*) до 250—290 (*S. phyreja rubescens*, *S. neohawkesii*, *S. stenotomum*) (рис. 1, *I*). Модальные классы числа клеток палисадной и губчатой паренхим на 1 см² листа совпадают и составляют 91—150 тыс./см². На долю видов с таким числом клеток на единицу листовой поверхности приходится около 50% всех исследованных нами пасленовых.

Суммарное число клеток мезофилла колеблется в пределах (60—85) — (520—550) тыс/см² (рис. 1, *II*). Модальный класс этого показателя — 151—250 тыс./см² (около 40% видов).

Растения сем. *Solanaceae* сильно различаются по объему клеток палисадной ткани. Мелкоклеточные растения с объемом клетки 9—20 тыс. мкм^3 — это *Solanum stenotomum*, *S. ciezae*, *S. demissum*, *S. phyreja rubescens*, *S. kesselbrenneri bogotense*, *S. kesselbrenneri*. Крупноклеточность (объем клетки 200—550 тыс. мкм^3) типична для *S. chacoense*, *S. nigrum*, *Physochlaina physaloides*, *Nicotiana rustica*, *N. alata*, *N. affinis*. Распределение встречаемости видов по классам этого признака показало, что наиболее распространенными являются растения с объемом палисадной клетки 16—30 тыс. мкм^3 (рис. 1, *III*).

В клетках растений сем. *Solanaceae* насчитывается большое число хлоропластов. Например, у *Nicotiana affinis*, *Solanum chacoense*, *S. kurtzianum*, *S. trifidum* и *S. luteum* число пластид превышает 200, а у *N. rustica* оно равно 355. У растений из других исследованных нами семейств в клетках палисадной ткани не обнаруживается такое большое число пластид. Необходимо отметить, что у некоторых дикорастущих и примитивных культурных видов картофеля число хлоропластов в клетке сравнительно невелико — 38—55. Модальным классом числа хлоропластов в клетке палисадной и губчатой ткани является класс 51—70 (рис. 1, *IV*).

Насыщенность пластидами 1 см^2 листа колеблется от 9—10 млн (*Solanum kesselbrenneri*, *S. ciezae*, *S. rybinii*) до 35—60 (*Datura innoxia*, *Hyoscyamus albus*, *S. chacoense*, *S. kurtzianum*). Модальный класс признака 16—25 млн/см^2 (около 40%) (рис. 1, *V*).

Объем хлоропластов, рассчитанный по формуле эллипсоида вращения, у растений сем. *Solanaceae* варьирует от 20 до 120 мкм^3. На долю всех пластид в клетке может приходиться от 2—5 до 38—59% ее объема. Наиболее часто встречаются растения, у которых относительный объем хлоропластов в клетке равен 11—15% (рис. 1, *VI*). Объем цитоплазмы, соответствующий одному хлоропласту, в пределах семейства изменяется от 160—180 мкм^3 (*Solanum stenotomum*, *S. kesselbrenneri bogotense*) до 2000—3500 (*S. nigrum*, *Nicotiana odorata*, *N. alata*). У 30% изученных видов объем клетки, приходящийся на один хлоропласт, составляет 301—500 мкм^3 (рис. 1, *VII*).

Кривые распределения по классам таких характеристик, как индексы проективной поверхности хлоропластов (ИППХ) и поверхности наружных мембран хлоропласта (ИМХ) (рис. 1, *VIII*, *IX*), совпадают по своему ходу. Первый показатель изменяется от 0.5—2 до 9, второй — от 2 до 37 см^2/см^2 листа. Модальный класс признака ИППХ — 3—4 (у 37% видов), ИМХ — 9—14 см^2/см^2 листа (у 34% видов).

Таким образом, у растений сем. *Solanaceae* обнаруживается большая вариабельность структурной организации фотосинтетического аппарата.

Функциональная активность фотосинтетического аппарата растений сем. *Solanaceae*

В данном разделе будут приведены результаты исследования изменчивости физиолого-биохимических показателей листа — содержания хлорофилла и интенсивности фотосинтеза при разных способах расчета (рис. 2).

Варьирование содержания хлорофилла в расчете на единицу площади листа у растений сем. *Solanaceae* (рис. 2, *I*) сравнимо с варьированием такого структурного показателя, как толщина листа. Между видами с крайними значениями содержания хлорофилла — 2.5 мг/дм^2 (*Nicotiana tabacum*) и 5.5 мг/дм^2 (*Datura metel*, *D. stramonium*, *D. innoxia*, *Solanum microdontum*) — отмечена двукратность различий. Виды с высокопигментированными листьями составляют только 4% от всех исследованных пасленовых. Модальным классом содержания хлорофилла в сем. *Solanaceae* является класс 3.1—4.0 мг/дм^2 (57% видов).

Количество хлорофилла в одном хлоропласте варьирует от 400—600 млн молекул (*Hyoscyamus albus*, *Solanum kurtzianum*) до 2200—2700 (*Nicotiana alata*, *Solanum microdontum*, *Datura stramonium*, *S. andigenum*

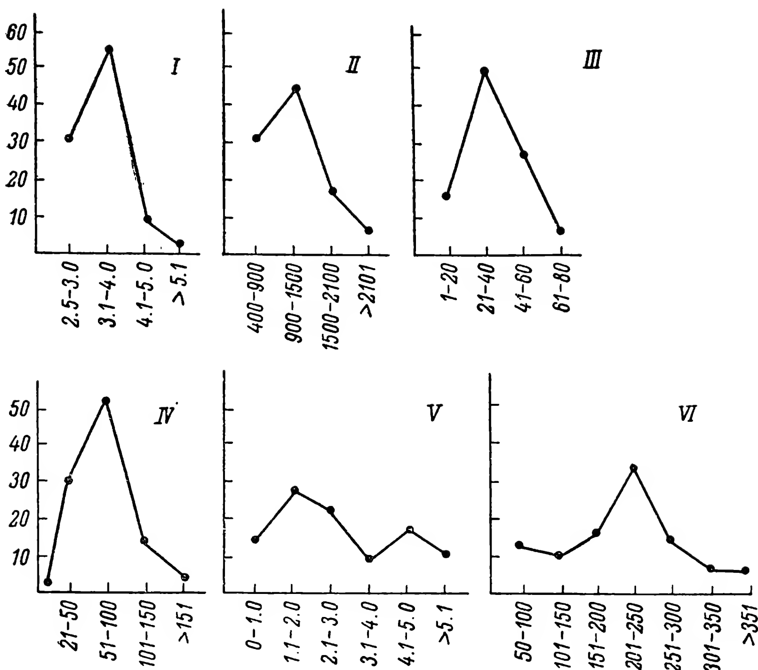


Рис. 2. Кривые распределения по классам содержания хлорофилла и интенсивности фотосинтеза (при разных способах расчета) у растений сем. *Solanaceae*.

I — хлорофилл, мг/дм²; *II* — хлорофилл, млн молекул/хлоропласт; интенсивность фотосинтеза: *III* — мг CO_2/дм²·ч; *IV* — млн молекул CO_2/хлоропласт·с; *V* — мг CO_2/дм² поверхности наружных мембран хлоропласта·ч; *VI* — моль CO_2/моль хлорофилла·ч (ассимиляционное число).

var. *chiarimilla*) (рис. 2, *II*). Модальный класс этого показателя — 901—1500 млн молекул хлорофилла/хлоропласт.

При анализе экспериментальных данных выявлена и значительная вариабельность интенсивности фотосинтеза, рассчитанной разными способами: на единицу площади листа, на хлоропласт, на молекулу хлорофилла и т. д.

Кривые распределения по классам функциональной активности единицы листовой поверхности и отдельного хлоропласта идентичны по форме (рис. 2, *III*, *IV*). Для этих показателей отмечается также совпадение значений встречаемости видов (около 50%) по модальным классам. Модальным классом фиксации CO_2 единицей площади листа является класс 21—40 мг CO_2/дм²·ч, а отдельным хлоропластом — 51—100 млн. мол. CO_2/хлоропласт·с. Среди растений сем. *Solanaceae* встречаются виды с высокоактивной в фотосинтетическом отношении единицей листовой поверхности, составляющей 50—70 мг CO_2/дм²·ч (*Solanum trifidum*, *S. demissum*×*S. tuberosum*, *S. andigenum* var. *chiarimilla*, *Physochlaina physaloides*).

Нижний предел пропускной способности для CO_2 наружных мембран хлоропластов составляет величину, меньшую единицы (*Nicotiana tabacum*, *N. alata*, *Solanum kurtzianum* — рис. 2, *V*), а верхний — 6.3—7.7 мг CO_2/дм² поверхности мембран хлоропласта·ч— отмечен у *S. phyreja rubescens*, *S. demissum*×*S. tuberosum*, *S. andigenum* var. *chiarimilla*.

Ассимиляционное число варьирует от 50—100 до 380 моль CO_2/моль хлорофилла·ч (рис. 2, *VI*). Высокие значения этого показателя найдены у *Physalis ixocarpa*, *Solanum kesselbrenneri*. Больше 30% видов имеют ассимиляционные числа порядка 201—250 моль CO_2/моль хлорофилла·ч.

Таким образом, пасленовые различаются не только по структурной организации листа, но и по физиолого-биохимическим показателям — содержанию хлорофилла и скорости фотосинтетической фиксации CO_2.

Соотношение между парными показателями структурной и функциональной организации фотосинтетического аппарата растений сем. *Solanaceae*

Большое число показателей мезоструктуры и функциональной активности фотосинтетического аппарата растений сем. *Solanaceae* дает возможность рассчитать коэффициенты корреляций, которые позволяют установить причинно-следственные связи между разными характеристиками листа. Анализ литературных данных показал, что исследователи изучали коэффициенты корреляций между интенсивностью фотосинтеза и другими характеристиками листа. Например, Ватанабе, Табучи (Watanabe, Tabuchi, 1973) и Ватанабе (Watanabe, 1973) с целью выяснения физиологического механизма сортовых различий у сои нашли коэффициенты корреляции между скоростью фотосинтеза и активностью темновых реакций. Однако они не обнаружили достоверных корреляций между фотосинтезом, сырым и сухим весом и объемом мезофилла на единицу листовой поверхности. В то же время Дорнхофф и Шиблес (Dornhoff, Shibles, 1970) на 20 сортах сои установили тесную корреляцию между скоростью фотосинтеза и сырым весом ($r=0.61$) и между фотосинтезом и сухим весом листа ($r=0.71$).

Вильсон и Купер (Wilson, Cooper, 1970) у райграса обнаружили, что скорость фотосинтеза находится в обратной зависимости от размеров мезофилльных клеток и в прямой от сухого веса листа. В опытах Кария и Тцунода (Karija, Tsunoda, 1972) при сопоставлении соотношений индекса площади хлоропластов (ИПХ), содержания хлорофилла и интенсивности фотосинтеза (ИФ) в листьях 9 форм капусты установлена прямая корреляция между величиной ИПХ и ИФ.

Г. Д. Годоладзе и К. В. Кобахидзе (1972) у разных сортов пшеницы нашли прямую коррелятивную связь между интенсивностью фотосинтеза и содержанием пластидных пигментов.

Нагарайя (Nagarajah, 1975) у хлопчатника обнаружил отрицательную корреляцию между интенсивностью фотосинтеза и сопротивлением устьиц нижней и верхней поверхностей листьев.

Имея в своем распоряжении большой фактический материал по разным характеристикам фотосинтетического аппарата у представителей сем. *Solanaceae*, мы нашли коэффициенты корреляции между показателями, которые помогут определить, чем детерминирована низкая или высокая функциональная активность единицы листовой поверхности или отдельного хлоропласта. Коэффициенты корреляции были найдены между следующими парами показателей, в качестве одного из которых была взята интенсивность фотосинтеза:

1) интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/дм^2·ч—число хлоропластов, млн/см^2;

2) интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/дм^2·ч—интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/дм^2 поверхности мембран хлоропластов·ч;

3) интенсивность фотосинтеза, млн молекул CO_2/хлоропласт·с—объем хлоропласта, мкм^3;

4) интенсивность фотосинтеза, млн молекул CO_2/хлоропласт·с—хлорофилл, млн молекул/хлоропласт;

5) интенсивность фотосинтеза, млн молекул CO_2/хлоропласт·с—число хлоропластов в клетке;

6) ассимиляционное число, моль CO_2/моль хлорофилла·ч—хлорофилл, млн молекул/хлоропласт.

Кроме того, были рассчитаны коэффициенты корреляции между

7) объемом клетки, тыс. мкм^3—числом хлоропластов в клетке;

8) объемом клетки, тыс. мкм^3—объемом хлоропласта, мкм^3;

9) площадью листа, см^2—числом клеток в единице площади листа, тыс./см^2;

10) площадью листа, см^2 —объемом клетки, тыс. мкм^3.

ТАБЛИЦА 2

Значение коэффициентов корреляции (r) между некоторыми показателями фотосинтетического аппарата растений сем. *Solanaceae*

Парные показатели	Значение r
Интенсивность фотосинтеза (млн молекул CO_2/хлоропласт·с)—число хлоропластов в клетке	−0.32
Интенсивность фотосинтеза (млн молекул CO_2/хлоропласт·с)—содержание хлорофилла (млн. молекул/хлоропласт)	+0.54
Интенсивность фотосинтеза (мг CO_2/дм^2·ч)—интенсивность фотосинтеза (мг CO_2/дм^2 поверхности мембран хлоропластов·ч)	+0.68
Объем клетки (тыс. мкм^3)—число хлоропластов в клетке	+0.66
Объем клетки (тыс. мкм^3)—объем хлоропласта (мкм^3)	+0.32
Площадь листа (см^2)—число клеток (тыс./см^2)	−0.41
Площадь листа (см^2)—объем клетки (тыс. мкм^3)	+0.54

Примечание. Критические значения r при различной степени вероятности P: $P=90\%$, $r=+0.16$; $P=95\%$, $r=+0.19$; $P=98\%$, $r=+0.22$; $P=99\%$, $r=+0.26$.

Коэффициенты 9 и 10 рассчитаны только для видов и сортов картофеля. Достоверные коэффициенты корреляции приведены в табл. 2.

Анализ данных показывает, что функциональная активность единицы листовой поверхности определяется пропускной способностью мембран хлоропластов. Между интенсивностью фотосинтеза в мг CO_2/дм^2·ч и ассимиляцией, выраженной в мг CO_2/дм^2 поверхности мембран хлоропластов·ч, найдена положительная корреляция ($r=+0.68$).

Коэффициент корреляции между фотосинтезом в расчете на единицу листовой поверхности и числом хлоропластов в ней оказался недостоверным.

Функциональная активность одного хлоропласта обусловливается содержанием хлорофилла в нем. Чем больше молекул хлорофилла в хлоропласте, тем интенсивнее фиксируется CO_2. Коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза, выраженной в млн молекул CO_2/хлоропласт·с, и содержанием хлорофилла (млн молекул/хлоропласт) равен +0.54. В то же время нами найдено, что функциональная активность одного хлоропласта уменьшается с увеличением числа хлоропластов в клетке. Коэффициент корреляции между этими показателями составляет −0.32.

Функциональная активность одного хлоропласта не зависит от его объема. Между данной парой показателей коэффициент корреляции оказался недостоверным.

Объем клетки положительно коррелирует, с одной стороны, с числом хлоропластов в ней, с другой — с объемом пластид. Коэффициент корреляции между объемом клетки и числом хлоропластов в ней равен +0.66, а между объемом клетки и объемом хлоропласта — +0.32. Следовательно, у пасленовых с увеличением объема клетки возрастают одновременно размеры хлоропластов и число их в одной клетке.

Коэффициенты корреляции между площадью листа, числом и объемом мезофилльных клеток дают основание для заключения, что размеры листа увеличиваются за счет укрупнения клеток.

ЛИТЕРАТУРА

Букасов С. М., А. Я. Камераз. (1959). Основы селекции картофеля. — Годоладзе Г. Д., К. В. Кобахидзе. (1972). Влияние хлорхолинхлорида на синтез пластидных пигментов и интенсивность фотосинтеза. Сообщ. АН ГССР, 67, 2. — Мокроносов А. Т., Р. А. Борзенкова. (1978). Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 62, 2. — Мокроносов А. Т., А. В. Добров. (1973). Камера для изучения фотосинтетического метаболизма и определения потенциального фотосинтеза на изолированных листьях. В кн.: Вопросы регуляции фотосинтеза, 3. Свердловск. — Федосеева Г. П., Р. И. Багаутдинова. (1977). Особенности структурной организации и функциональной актив-

ности фотосинтетического аппарата у картофеля разной степени окультуренности. Сельскохоз. биол., 12, 4. — Ш л ы к А. А. (1971). Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев. В кн.: Биохимические методы в физиологии растений. М. — D o r n h o f f G. M., R. M. S h i b l e s. (1970). Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves. Crop. Sci., 10. — K a r i j a K., S. T s u n o d a. (1972). Relationship of chlorophyll content, chloroplast area index and leaf photosynthesis rate in *Brassica*. Tohoku J. Agr. Res., 23, 1. — N a g a r a j a h S. (1975). The relation between photosynthesis and stomatal resistance of each leaf surface in cotton leaves. Physiol. plant, 34, 1. — W a t a n a b e I. (1973). Mechanism of varietal differences in photosynthetic rate of soybean leaves. II. Varietal differences in the balance between photochemical activities and dark reaction activities. Proc. Crop. Sci. Soc. Jap., 42, 4. — W a t a n a b e I., K. T a b u c h i. (1973). Mechanism of varietal differences in photosynthetic rate of soybean leaves. III. Relationship between photosynthetic rate and some leaf characters such as fresh weight, gry weight, or mesophyll volume per unit leaf area. Proc. Crop. Sci. Soc. Jap., 42, 4. — W i l s o n D., J. P. C o o p e r. (1970). Effect of selection for mesophyll cell size on growth and assimilation in *Lolium perenne* L. New Phytol., 69.

Уральский государственный университет,
Свердловск.

Получено 13 II 1978.

УДК 582.999 : 665.347.4

В. Д. Работягов

АНОМАЛИЯ ЦВЕТКА И СОЦВЕТИЯ *LAVANDULA VERA* DC. *(LAMIACEAE)*

V. D. RABOTYAGOV. FLOWER AND INFLORESCENCE ANOMALY IN *LAVANDULA VERA* DC. (*LAMIACEAE*)

Приводится морфологическое описание строения пятиэтажного цветка, фасциации, пролификации, уродливости и многогнездности завязи у *Lavandula vera* DC.

Привлечение тератологических данных важно при решении некоторых вопросов морфологии, формообразования и путей эволюции видов в растительном мире (Козо-Полянский, 1937; Савченко, 1952, 1959, 1960; Федоров, 1958; Тутаюк, 1960, 1969; Лейсле, 1962; Тахтаджян, 1964).

Некоторые отклонения в строении различных органов *Lavandula vera* DC. — появление шестигранного стебля вместо четырехгранного и утрату лепестков венчика — в единичных случаях наблюдали П. А. Нестеренко (1939) и М. В. Буюкли (1969). Однако сведений об очередном и мутовчатом листорасположении, ветвистом соцветии (рис. 1, *А*) и аномалиях в строении цветка у представителей рода *Lavandula* в литературе мы не нашли.

Отклонения в строении цветка лаванды настоящей выражаются в махровости, фасциации, пролификации, уродливости и многогнездности завязи, а также в появлении на цветоложе большого числа голых семяпочек. Чтобы яснее представить сущность наблюдаемых аномалий, опишем строение нормального цветка лаванды (рис. 2, *А*).

Цветки у лаванды настоящей обоеполые, зигоморфные, находятся в пазухах прицветников по 3—5 и более. Чашечка 4.5—7 мм, трубчатая, 5-зубчатая, на ее поверхности имеется 13 продольных ребер, между которыми расположены эфирномасличные железки. Венчик трубчатый, двугубый — с 2-лопастной верхней и 3-лопастной нижней губой. Тычинок 4, приросших к венчику, пыльники интрорзные. Нектарный диск с четырьмя лопастями (Карташова, 1960). Оболочка микроспор экваториально-шестибороздная. Завязь верхняя, из двух плодолистиков, синкарпная, двучленная, ложночетырехгнездная с одной семяпочкой в каждом гнезде; столбик гинобазический, 2-лопастной. Плод — ценобий с апотропными семенами — синкарпный, верхний, двучленный, ложночетырехгнездный,

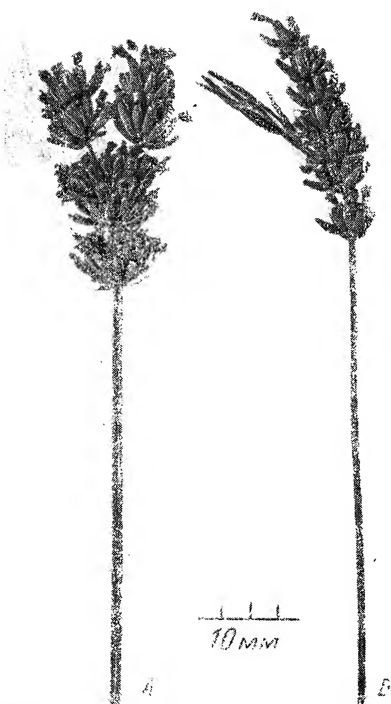


Рис. 1. Отклонения в строении соцветия *Lavandula vera* DC.

А — ветвистость соцветия, *Б* — пролиферация одного из цветков.

с оболочкой (Каден, 1964, 1965; Каден, Закалюкина, 1965). Семена с прямым зародышем и обычно без эндосперма.

Среди исследованных соцветий встречались такие, у которых цветки имели венчики с 2, 3, 4 лепестками. В отдельных случаях все цветки соцветия имели 4-лепестковые венчики. У некоторых растений наблюдали образование цветков с дополнительным числом лепестков (7, 9, 11). В таких цветках нам не удалось получить семян ни при свободном, ни при искусственном опылении.

Из других аномалий отметим пролиферацию. Нам встречались цветки лаванды, у которых сохранилась только чашечка, а пестики, тычинки и венчик отсутствовали; вместо них развивался вегетативный побег с листьями (рис. 1, *Б*). В этом случае образование побега происходило за счет апикальной меристемы цветка. Особенно большое число вегетативных побегов на соцветии появлялось в наших опытах при гибридизации, когда на соцветии удаляются развитые цветки и оно продолжает развитие под изолятором. По-видимому, изменение условий среды внутри изолятора (повышенные влажность и температура) и удаление большого числа цветков во время кастрации резко изменяют условия развития цветочной почки.

У растений лаванды нередко встречаются фасциации, проявляющиеся в образовании цветка с удвоенным числом элементов. При этом венчик остается двугубым, но 10-лопастным: с 4-лопастной верхней губой и 6-лопастной нижней. Тычинок 8, а не 4, как в норме. Завязь ложновосьмигнездная с одной семяпочкой в каждом гнезде.

Гинецей состоит из двух самостоятельных пестиков, сросшихся основаниями с двумя гинобазическими столбиками (рис. 2, *В*). Наружный круг околоцветника (чашечка) расширен и в нем не 13, а 18 ребер. Семяпочки

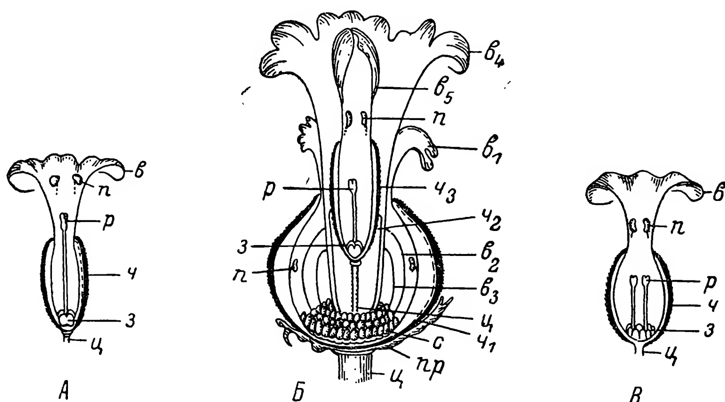


Рис. 2. Схема строения нормального и двух измененных цветков *Lavandula vera* DC.

А — нормальный цветок, *В* — аномальный цветок с удвоенным гинецеем, *Б* — крупный аномальный верхушечный цветок.

в, $в_1$—$в_5$ — венчики, *з* — завязь, *р* — рыльце, *с* — семяпочки, *ц* — цветоножка, *ч*, $ч_1$—$ч_3$ — чашечки, *п* — пыльник, *пр* — прицветник.

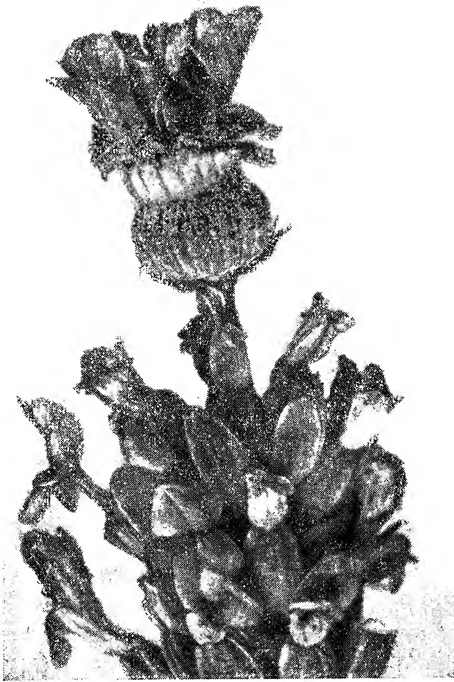


Рис. 3. Верхняя часть соцветия *Lavandula vera* DC. с аномальным крупным цветком.

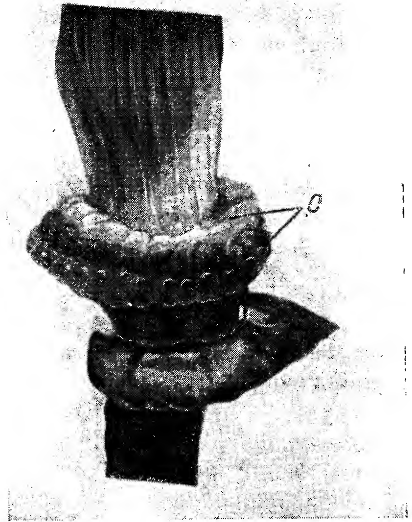


Рис. 4. Три круга семяпочек на цветоложе крупного цветка (чашечка и три круга венчика удалены).

с — семяпочки.

в таких цветках жизнеспособны, так как при искусственном опылении в них образуются семена, но очень мелкие.

Иногда встречались совершенно уродливые махровые цветки. В этих цветках чашечка разрасталась и становилась 7-зубчатой. Внутри чашечки образовывался венчик с 10—12 лепестками, которые свертывались в клубок и не раскрывались. Тычинки в таких цветках не обнаружены. Наблюдали формирование двух цветков (один нормальный, другой аномальный), объединенных в одной чашечке, части которой были неодинаковы. Два противоположных участка чашечки окрашены и приобретают сходство с венчиком. Они делят ее на две части: первая часть чашечки 5-зубчатая с 13 продольными ребрами наверху, вторая — с 8 ребрами, на поверхности которых видны звездчатые волоски. Между ребрами расположены крупные эфирномасличные железки. Внутри измененного наружного околоцветника находится аномальный цветок; его чашечка продолговатая, более крупная, чем обычно (6 мм высотой и 7 мм в окружности). На ее поверхности имеется 7 ребер вместо 13; другая венчиковидная чашечка имеет 6 лопастей, окрашенных в сиреневый цвет, лишена ребер и волосков. Внутренний, трубчатый околоцветник отличался по цвету. Трубка состояла из двух очень маленьких заостренных лепестков, в ней была всего одна тычинка. Завязь ложночетырехгнездная, с одной семяпочкой в каждом гнезде; столбик отсутствовал. В другой части чашечки рядом с аномальным был нормально развитый цветок.

Особый интерес представляет найденное нами аномальное соцветие амфидиплоидного растения лаванды. Соцветие имело всего 4 мутовки по 14 цветков в каждой вместо 10 мутовок по 18 цветков в норме (рис. 3). На верхушке главной оси соцветия вместо очередной мутовки развился крупный аномальный цветок. На его цветоносе было два прицветника (рис. 2, *Б*). Первый прицветник состоял из двух, а второй из трех срос-

шихся прицветников. Чашечка трубчатая, двенадцатизубчатая, высотой 5, в окружности 17 мм; на ее поверхности было 35 продольных ребер, между которыми находились эфирномасличные железки. За чашечкой следовал 15-лопастной венчик. 18 тычинок приросли к венчику. Нектарный диск 32-лопастной. Оболочка микроспор 6- и 8-бороздная. В нижней части измененного цветка на цветоложе было много семяпочек (рис. 4). Они расположены тремя кругами по 32 в каждом. Между первым и вторым кругами образовался недоразвитый венчик со стаминодиями вместо тычинок. В окружности этот венчик имел 12, его высота — 3 мм. За вторым кругом семяпочек располагался второй венчик, 9 мм в окружности и 2.5 мм в высоту. Он был также недоразвит, не имел приросших тычинок, бледно-фиолетового цвета. За третьим кругом семяпочек был виден четвертый, развитый венчик, а вслед за ним — пятый, недоразвитый. Пятый венчик бесцветный, сильно гофрированный, лишен волосков. В центре этого сложного образования сформировался еще один цветок на длинной цветоножке, вполне развитый, типичного для лаванды строения.

Вышеперечисленные случаи аномалий показывают, как многократно может меняться состояние меристемы цветочной почки в необычных условиях развития. Описанная терата цветка лаванды, вероятно, имеет и генетическую причину — несбалансированность генома, так как растение было амфидиплоидным.

Отмечены также цветки с дополнительными плодолистиками. Завязь в таких цветках была 6-, 8- или 10-гнездной, в каждом гнезде по одной семяпочке. Цветки с увеличенным числом плодолистиков развиваются нормально и внешне отличаются только размерами венчика и чашечки. На поверхности чашечки число продольных ребер увеличивается до 18, возрастает размер эфирномасличных железок. В многогнездных завязях лаванды образуется больше семян (5—6), что представляет интерес при селекции данной культуры.

Описанные выше случаи отклонений в развитии цветка лаванды являются примерами морфологических изменений растений, знание которых необходимо в первую очередь ботаникам-систематикам и ботаникам-эволюционистам.

ЛИТЕРАТУРА

Б у ю к л и М. В. (1969). Лаванда и ее культура в СССР. — К а д е н Н. Н. (1964). К вопросу о дробных плодах. Бот. ж., 49, 7. — К а д е н Н. Н. (1965). Типы плодов растений средней полосы Европейской части СССР. Бот. ж., 50, 6. — К а д е н Н. Н., Т. П. З а к а л ю к и н а. (1965). Морфология гинецея и плода бурачниковых и губоцветных. Вестн. МГУ, сер. биол., 3. — К а р т а ш о в а Н. Н. (1960). Некоторые данные по морфологии цветка губоцветных (*Labiatae*). Бот. ж., 45, 1. — К о з о - П о л я н с к и й Б. М. (1937). Тератология цветка и новые вопросы его теории. Сов. бот., 6. — Л е й с л е Ф. Ф. (1962). Влияние внешних условий (длины дня) на изменчивость растений и вопрос о природе цветка. Бот . ж., 47, 12. — Н е с т е р е н к о П. А. (1939). Лаванда и лавандины. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 18. 2. — С а в ч е н к о М. И. (1952). О некоторых морфологических особенностях развития соцветия сложноцветных (на примере видов рода *Taraxacum* L.). Тр. БИН АН СССР, VII, 3. — С а в ч е н к о М. И. (1959). Об отклонениях в развитии семяпочки некоторых покрытосеменных растений. Бот. ж., 44, 6. — С а в ч е н к о М. И. (1960). Аномалии в строении семяпочек покрытосеменных. ДАН СССР, 130, 5. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Т у т а ю к В. Х. (1960). Строение махровых цветков. — Т у т а ю к В. Х. (1969). Тератология цветка. — Ф е д о р о в А. А. (1958). Тератология и формообразование у растений. Комаровские чтения, 2.

Государственный
Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 6 III 1979.

УДК 582.734 (571.61/.64)

Т. И. Нечаева

О ЗАНОСНЫХ ЛАПЧАТКАХ ПРИМОРЬЯ

T. I. NECHAEVA. ON THE ADVENTIVE *POTENTILLA* IN PRIMORIE

Приводятся местонахождения 8 видов заносных в Приморье лапчаток, 5 из которых впервые указываются для Дальнего Востока, 2 — для Приморья, 1 вид не определен.

Род *Potentilla* L. весьма многочислен в Приморье. Он насчитывает около 25 видов (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966). В последнее десятилетие список их пополнился за счет некоторых заносных видов (Нечаева, 1972; Верхолат, Нечаева, 1975). Такие виды устойчиво удерживают позиции и в значительной степени расширяют здесь свои границы.

Флористические сборы в южном Приморье (1973—1978 гг.) дали нам возможность увеличить список лапчаток за счет новых заносных видов, которые приводятся ниже в систематическом порядке.

1. *Potentilla bifurca* L. 1753, Sp. Pl.: 497; Юзепчук, 1941, Фл. СССР, 10 : 81.

Вид распространен в Европе и Сибири. Под этим названием приводились для Приморья образцы *P. semiglabra* Juz. (Воробьев и др., 1966). *P. bifurca* собрана Т. И. Нечаевой в окр. Владивостока на ж.-д. путях ст. Океанской, 31 VII 1977. Наши сборы — первая находка ее в Приморье. Обнаружена небольшая куртина в фазе плодоношения, но в последующие годы не замечена тенденция вида к расселению.

2. *Potentilla approximata* Bunge, 1830, in Ledeb., Fl. Alt. 2 : 241; Юзепчук, 1941, Фл. СССР, 10 : 125.

Растение широко распространилось в окр. Владивостока. Собрано Т. И. Нечаевой на ст. Угольная, на железной дороге, 3 VII 1977; выгон близ железной дороги на ст. Весенняя, 13 VIII 1977.

Этот вид впервые приводится для Дальнего Востока.

3. *Potentilla conferta* Bunge, 1830, in Ledeb., Fl. Alt. 2 : 240; Юзепчук, 1941, Фл. СССР, 10 : 131.

Вид широко известен в Европе, Сибири и Средней Азии. Для Дальнего Востока отмечается впервые. Собран Т. И. Нечаевой на ст. Анисимовка Шкотовского р-на, на сухом лугу по пути на ст. Тигровую, 10 VII 1973; окр. Владивостока, ст. Океанская, на ж.-д. путях, 2 VII 1977; ст. Весенняя, на выгоне близ железной дороги, 3 VII 1977.

3. *Potentilla canescens* Bess. 1809, Prim. Fl. Galic. 1 : 380; Юзепчук, 1941, Фл. СССР, 10 : 147.

Вид широко распространен в Европе, Средней Азии и Сибири. В пределах Дальнего Востока отмечался для Приамурья (Ворошилов, 1966). В Приморье — это первая находка данного вида. Собран в Шкотовском р-не, ст. Анисимовка, на выгоне близ ручья Березового, 25 VII 1973, Т. И. Нечаевой; там же, 16 VII 1974, К. Л. Беленко; окр. Владивостока, район Второй Речки, на опушке близ ул. Багратиона, 6 VII 1976, Т. И. Нечаева.

5. *Potentilla collina* Wib. 1799, Prim. Fl. Werthem. : 267; Черепанов, 1973, Свод дополн. измен. к «Флоре СССР» : 514.

Этот европейский вид является новостью дальневосточной флоры. Собран Н. П. Бельченко на ст. Анисимовка Шкотовского р-на, на сухом лугу, 19 VII 1974.

В Гербарии Дальневосточного государственного университета имеются и другие многочисленные сборы этого вида из Анисимовки, что свидетельствует о его широком расселении в местах произрастания.

6. *Potentilla recta* L. 1753, Sp. Pl. : 497; Юзепчук, 1941, Фл. СССР, 10 : 160.

Единственный экземпляр этого вида собран С. П. Васюкевич в местах произрастания предыдущего вида в июле 1973 г.

7. *Potentilla tobolensis* Th. Wolf ex Pavl. 1934, Фл. Центр. Казахст. 2 : 323, 329; Юзепчук, 1955, Бот. мат. (Ленинград) 17 : 226; Черепанов, 1973, Свод дополн. измен. к «Флоре СССР» : 518.

Новинка дальневосточной флоры. Растение собрано Т. И. Нечаевой на сухом склоне на ст. Анисимовка Шкотовского р-на 23 VII 1973.

8. *Potentilla* sp.

По-видимому, американский вид, не поддающийся пока определению. Собран дважды Т. И. Нечаевой: в с. Ново-Нежино Шкотовского р-на и в окр. Владивостока на песчано-галечниковой обочине дороги в 1.5 км от бухты Лазурной.

Цитируемые образцы переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и в Гербарий Главного ботанического сада АН СССР (МНА).

ЛИТЕРАТУРА

Верхолат В. П., Т. И. Нечаева. (1975). О некоторых заносных и редких растениях Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 12. — Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Нечаева Т. И. (1972). О некоторых редких и новых видах для флоры советского Дальнего Востока. Бот. ж., 57, 4. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX).

Дальневосточный государственный университет, Владивосток.

Получено 2 IV 1979.

УДК 581.1 (517.3)

Ж. Санжид

ПЕРЕЗИМОВЫВАНИЕ ГОБИЙСКИХ РАСТЕНИЙ (МНР)

ZH. SANZHID. HIBERNATION OF THE GOBI PLANTS (MONGOLIA)

Установлены особенности перезимовывания гобийских растений в сообществах пустынных степей и остепненных пустынь.[1] Сильно меняющиеся суровые условия вызывают большую пластичность в приспособлениях к перезимовыванию как у степных, так и у пустынных растений Монголии. Видов, имеющих только один тип почек или побегов перезимовывания, очень мало. Преобладают растения, которые имеют почки, раскрытые в разной степени — от открытых до розеточного побега. Иногда верхушечные почки открытые, а боковые — закрытые; различно и расположение почек. Несмотря на обилие растений, зимующих с зелеными листьями, степень зимнезелености их невелика, а отсюда и продуктивность их в зимний период чрезвычайно мала.

Знание характера перезимовывания растений важно как в теоретическом, общебиологическом плане, так и в практическом отношении. Без него нельзя судить о полном фенологическом цикле развития растений, о зимнем состоянии сообщества, о характере и запасах зимних кормов.

Литературные данные о перезимовывании растений еще не слишком обширны, хотя изучением этого вопроса занимаются уже сравнительно давно, особенно после выхода в свет работ Раункиера (Raunkiaer, 1904—1907, цит. по: Серебряков, 1962), положившего в основу выделения биологических типов характер перезимовывания растений. Наиболее известны также работы Дильса (Diels, 1918), Линкола (Linkola, 1922), Е. И. Лапшиной (1928), А. В. Кожевникова (1931), И. Г. Серебрякова (1947). Сведения о перезимовывании степных растений содержатся в трудах Г. Н. Высоцкого (1901), В. В. Алехина (1909), И. К. Пачоского (1921), С. И. Данилова (1937),

---

[1] Из работ Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции.

Н. А. Прозоровского (1940), Г. М. Зозулина (1949), А. Г. Воронова (1952), М. А. Рещикова (1954, 1961), А. А. Горшковой и О. П. Родченко (1959). В. Н. Голубева (1965), А. А. Горшковой (1966) и др. Все они касаются перезимовки растений луговых, богато разнотравных, разнотравных и сухих степей Советского Союза.

Данных о перезимовке степных растений Монголии еще очень мало. Имеются лишь отдельные указания о зимнем состоянии растений в работах А. А. Юнатова (1947, 1950, 1954, 1974), И. А. Цаценкина и А. А. Юнатова (1951), А. В. Калининой (1954, 1974), однако специальные исследования эти авторы не проводили.

Наши зимние наблюдения были начаты в 1971 г., в окрестностях Булган сомона (Южно-Гобийский аймак), в пустынных ковыльковых степях и на участке остепненной пустыни (брахантемово-реомюриевое сообщество), т. е. на постоянных стационарных участках, растительность которых всесторонне изучалась в течение нескольких вегетационных сезонов (Гордеева, 1972).

Не останавливаясь на подробной характеристике стационарных участков, так как она неоднократно включалась в публикации (Гордеева, 1972, 1974; Береснева, 1974; Борисова, Попова, 1974; Умаров, Якунин, 1974), напомним лишь основное.

Участки пустынных степей — холоднополынно-змеевково-ковыльковый (Stipa gobica+Cleistogenes songorica+Artemisia frigida) и холоднополынно-луково-ковыльковый (Stipa gobica+Allium polyrhizum+Allium mongolicum+Artemisia frigida) — находятся в 1—2 км от сомона. Почва бурая пустынно-степная, покрыта песчано-щебнистым панцирем, под вторым сообществом более мощная и однородная, чем под первым. Флористический состав одинаков и насчитывает 44 вида, среди которых имеются 1 кустарник (*Caragana leucophloea* Pojark.), 5 полукустарничков (*Artemisia frigida* Willd., *Ajania fruticulosa* (Ledeb.) Poljak., *Artemisia xerophytica* Krasch. и др.), 29 многолетних (*Allium mongolicum* Regel, *A. polyrhizum* Turcz. ex Regel, *Astragalus vallesteris* R. Kam., *Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi, *Stipa gobica* Roshev., *S. glareosa* P. Smirn. и др.) и 9 однолетних трав (*Chenopodium acuminatum* Willd., *Salsola collina* Pall., *Corispermum mongolicum* Iljin и др.).

Пустынный участок расположен в 25 км к северо-востоку от сомона и представлен брахантемово-реомюриевым (Reaumuria songarica+Brachanthemum gobicum) сообществом с кустарниками. Почва бурая солонцеватая и солончаковатая, очень пестрого механического состава с песчано-щебнистым панцирем на поверхности. На этом участке выявлены 53 вида и среди них — 4 кустарника (*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge, *Zygophyllum xanthoxylon* Maxim. и др.), 5 полукустарничков (*Reaumuria songarica* (Pall.) Maxim., *Brachanthemum gobicum* Krasch., *Salsola passerina* Bunge и др.), 21 вид многолетних (*Allium mongolicum*, *A. polyrhizum*, *Asparagus gobicus* Ivan. ex Grub., *Chesneya mongolica* Maxim., *Stipa glareosa* и др.) и 15 видов однолетних трав (*Eragrostis minor* Host, *Aristida heymannii* Regel, *Corispermum mongolicum* и др.).

На всех участках нами была проведена глазомерная съемка распределения снегового покрова и выявлена его высота; велись наблюдения над температурой воздуха и поверхности почвы, охарактеризовано состояние отдельных растений и сообществ в целом. Камеральная обработка заключалась в просмотре образцов под бинокулярной лупой и установлении и описании характера зимующих органов.

В настоящем сообщении впервые приводятся общие сведения о зимнем состоянии степных и пустынного сообществ и характере перезимовывания растений.

После окончания вегетации у растений наступает зимний покой. Этот период длится долго, почти полгода — с начала ноября до конца марта. Мы считаем его фенологической зимой.

Для Гоби характерны бесснежные, ясные и морозные зимы, так как она находится в центре зимнего азиатского антициклона (Юнатов, Цаценкин,

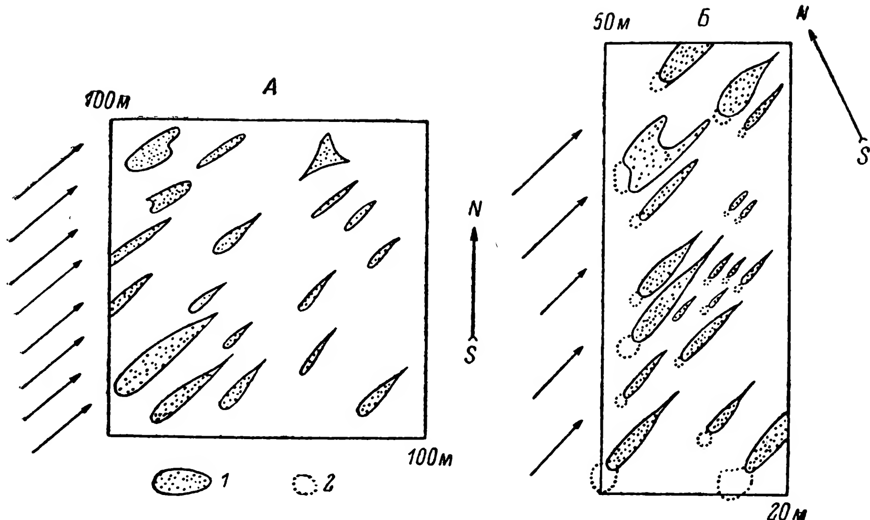


Рис. 1. Распределение снежных пятен на степном (*А*) и пустынном (*Б*) участках.

1 — снежные пятна, 2 — горизонтальные проекции кустов растений; *стрелками* показано направление ветра.

1951). В зимнее время выпадает около 10% годовых осадков, в районе Булган сомона они составляют в среднем 15.6 мм. Малоснежными были зимы 1970—1971, 1973—1974, 1974—1975, 1975—1976 и 1976—1977 гг. Наиболее влажными были зимы 1971—1972 и 1972—1973 гг. Снег выпадает в конце октября—начале ноября и держится недолго. После выпадения снеговой покров сплошной, а через 2—3 дня ветры сносят снег в пониженные места. Кроме того, он собирается около кустов растений и крупных камней, образуя с подветренной стороны сугробы разной мощности (в зависимости от высоты куста или другой преграды). Бо́льшая часть снега испаряется, так как сухость воздуха чрезвычайно высока. Как на степных участках, так и на пустынном снеговой покров маломощный, несплошной, распространен в виде отдельных пятен (рис. 1). Снежные пятна вытянуты параллельно основному направлению ветра: в холоднополынно-змеевково-ковыльковом пустынно-степном сообществе с юго-запада на северо-восток (рис. 1, *А*), так как здесь преобладают ветры западных направлений; на пустынном брахантемово-реомюриевом участке — с запада на восток (рис. 1, *Б*). Общая площадь, занятая снегом, составляет примерно 20% территории (чуть меньше на степном участке и несколько больше на пустынном). На пустынном участке пятна снега более крупные и широкие, с большей мощностью снега в сугробе, чем на степном, так как кусты растений здесь выше. Самая высокая точка сугроба находится возле куста (рис. 2), дальше по направлению ветра высота уменьшается. Длина сугробов достигает 5—10 м. Средняя высота снегового покрова на степном участке в конце октября 1972 г. была 5—6, максимальная — 16 см, на пустынном соответ-

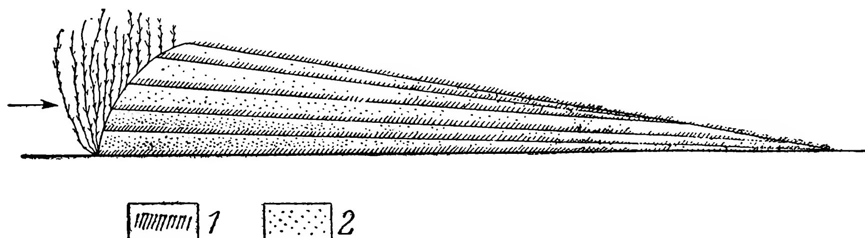


Рис. 2. Схема строения снежного сугроба.

1 — слой песка, 2 — слой снега; *стрелкой* показано направление ветра; объяснение дано в тексте.

ственно — 13 и 21 см. Наиболее высокие сугробы снега образуются у кустов *Zygophyllum xanthoxylon*, *Nitraria sibirica* Pall., *Brachanthemum gobicum*.

Снеговой пласт состоит обычно из 3—5 слоев, он очень плотный, особенно в нижнем слое (рис. 2). Слои образуются вследствие неоднократного засыпания снега песком. Таяние начинается с южной стороны пятна, где слой снега наиболее тонкий, затем растаивает вся остальная часть сугроба. Быстрее тает снег, покрытый песком.

Климат Гоби резко континентальный с морозной зимой и жарким сухим летом. Отрицательная среднемесячная температура наблюдается с ноября по апрель. В зимний сезон наиболее низкая температура бывает в январе, а самая высокая — в марте. Температура днем часто положительная. Так, 15 II 1977 в 14 ч на пустынном участке температура воздуха была 9, на поверхности снега —4, в снегу —5, на поверхности почвы под снегом —7, без снега —12, а на черной ткани дэли[2] — 35°. Ночью температура везде отрицательная. Средняя многолетняя температура зимнего сезона —11.4°. Самые теплые зимы были в 1972—1973, 1973—1974 и 1974—1975 гг. Зимы с температурами, близкими к средним, были в 1971—1972 (—10.5°) и 1975—1976 гг. (—12.4°). Самой холодной оказалась зима 1976—1977 гг. (—13.1°).

Итак, с октября по апрель в течение полугода растения находятся в зимнем покое. В этот период в связи с биохимическими изменениями в тканях побегов, становлением и разрушением ветоши постепенно меняются аспекты растительности, образованные различной окраской ветоши травянистых растений и годичных побегов кустарников и полукустарничков:

Фенологические подсезоны	Аспекты	
	степные участки	пустынный участок
Конец осени	Буровато-желтый	Оранжево-желтый
Начало зимы	Серовато-желтый	Буровато-желтый
Середина зимы	Соломенно-желтый	Серовато-желтый
Конец зимы	Бледновато-желтый	Соломенно-желтый
Начало весны	Серовато-желтый	Желтовато-серый

В разные зимы эта смена аспектов происходит почти одинаково. Аспекты создают только те виды многолетних и однолетних трав, у которых на зиму сохраняется ветошь, и растения деревянистых жизненных форм — полукустарнички и кустарники.

На степных участках ветошь сохраняется у 15 видов: *Stipa gobica* и *S. glareosa*, *Artemisia frigida*, *Ajania fruticulosa*, *Cleistogenes songorica*, *Gypsophila desertorum* (Bunge) Fenzl и др. Общее проективное покрытие составляет 4—6% (летом от 10—15 до 20%).

На пустынном участке выявлено около 20 аспективных в зимнее время видов: *Reaumuria songarica*, *Salsola passerina*, *Brachanthemum gobicum*, *Haloxylon ammodendron*, *Zygophyllum xanthoxylon* и др. Общее проективное покрытие составляет 7—8% (летом 10—15%).

В различные зимы число встречающихся видов и общее проективное покрытие почвы (живыми побегами, листьями, ветошью) разные. Так, на степных участках в 1973—1974 гг., когда зима была теплой и бесснежной, отмечено довольно много ветоши у *Allium polyrhizum*, *A. mongolicum*, *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Lagochilus ilicifolius* Bunge, у которых в обычные зимы ветошь не сохраняется. На пустынном участке этой же зимой встречалась ветошь у *Zygophyllum rosovii* Bunge, *Asparagus gobicus*, *Ferula bungeana* Kitag. Проективное покрытие в холоднополынно-змеевково-ковыльковом сообществе было почти в 2 раза выше (6—8%), чем в другие зимы. Соответственно этому значительно меняется продуктивность надземной массы в разные зимы,

[2] Название национальной монгольской одежды.

однако эта важная особенность зимнего состояния сообщества еще не изучена.

Зимуют растения по-разному: у одних (примеры приведены выше) сохраняется ветошь, у других, как у *Peganum nigellastrum* Bunge, *Scorzonera divaricata* Turcz., *Rheum nanum* Sievers, *Vincetoxicum sibiricum* (L.) Decne. и др., она разрушается и разносится ветром еще осенью. У малолетних растений в гобийских условиях почти не остается ветоши (кроме *Aristida heymannii*, *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit. и некоторых других) и перезимовывают только семена.

Зимующие органы на материнских побегах растений разных жизненных форм располагаются следующим образом: у кустарников (*Caragana leucophloea*, *Zygophyllum xanthoxylon*), моноподиально нарастающих полукустарничков (*Oxytropis aciphylla* Ledeb.) и трав (*Astragalus junatovii* Sancz., *A. grubovii* Sancz.) зимуют верхушечные и пазушные почки, расположенные по всей длине годичного побега от основания до верхушки. У *Artemisia xerophytica*, *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey., *Reaumuria songarica* и других полукустарничков и многолетних трав с симподиальным типом ветвления и однолетними побегами зимуют только пазушные почки, расположенные в основании материнского побега. Число зимующих почек на побеге невелико — не более 10—20. Почки чаще всего мелкие: у двудольных трав — 1—4, у полукустарничков — до 5—8 мм. У однодольных трав зимующие почки более крупные — от 25 до 70 (92) мм.

Многие растения перезимовывают с очень мелкими — от 0.3 до 9 мм длины — немногочисленными (1—8) зелеными верхушечными листьями (*Artemisia frigida*, *Gypsophila desertorum* и др.). Своеобразны зимующие листья у ковыльков, луков и ирисов. Они частично зеленые, так как зеленой является лишь небольшая часть основания пластинки листа 5—10 мм длиной, расположенная на выходе его к дневной поверхности из сухих влагалищ нижерасположенных листьев. Вышележащая часть зимующего листа сухая, а нижняя — живая — светло-желтая или белая. Эти листья осенью не закончили свой рост и продолжат его весной.

Некоторые растения зимуют без зеленых листьев, но с открытыми почками; из кустарников это — *Potaninia mongolica* Maxim., из полукустарничков — *Convolvulus fruticosus* Pall., *Artemisia sphaerocephala* Krasch., из трав — *Asparagus gobicus*. С закрытыми почками зимуют в основном кустарники — *Haloxylon ammodendron*, *Nitraria sibirica*, *Caragana leucophloea* и др., а из трав — *Cleistogenes songorica*, *Zygophyllum rosovii*, *Lagochilus ilicifolius*.

Часть растений зимует с генеративными органами в почках возобновления: из кустарников — *Haloxylon ammodendron*, *Caragona leucophloea*, *Nitraria sibirica*, *Potaninia mongolica*, *Zygophyllum xanthoxylon*, из полукустарничков — *Oxytropis aciphylla*, из трав — астрагалы, *Jurinea mongolica* Maxim., *Tugarinovia mongolica* Iljin, *Iris bungei* Maxim., *I. tenuifolia* Pall. У некоторых из этих растений генеративный побег сформирован полностью, у других имеются только отдельные части цветка.

Зимующие органы чаще всего защищены от излишнего испарения очень густым опушением, кроме того, они надежно спрятаны в сухих влагалищах старых листьев, зачастую очень жестких, деревянистых. У геофитов — *Asparagus gobicus*, *Lagochilus ilicifolius*, *Zygophyllum rosovii* — почки расположены на базальных участках однолетних побегов и находятся глубоко в почве (до 4—8 см).

По характеру перезимовывания в изученных сообществах встречены все основные типы, выделенные Раункиером, — от фанерофитов до терофитов. Представители фанерофитов *Zygophyllum xanthoxylon* и некоторые особи *Haloxylon ammodendron* являются нанофанерофитами, близкими к хамефитам. Больше всего хамефитов, к которым относятся все полукустарнички, кустарник *Potaninia mongolica*, а также кустарники *Caragana leucophloea* и *Nitraria sibirica*, последние здесь — вынужденные хамефиты.

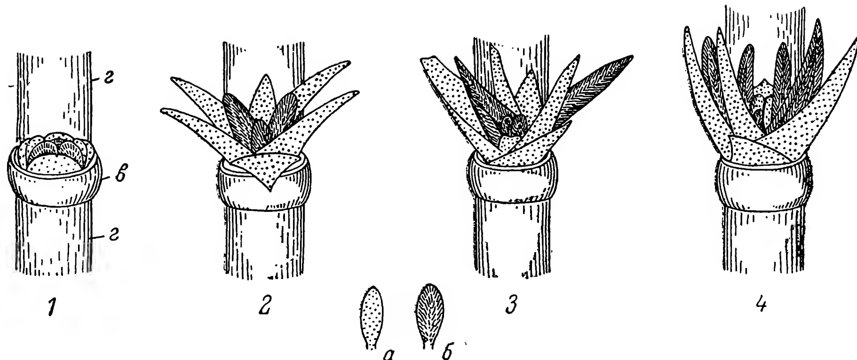


Рис. 3. Разнообразие зимующих органов (боковые почки, розеточные побеги) *Gypsophila desertorum* (Bunge) Fenzl (увеличено в 20—30 раз).

1 — открытая почка, *2—4* — зимующие розеточные побеги; *а* — сухой лист, *б* — зеленый лист, *в* — узел, *г* — стебель.

Среди трав имеются истинные гемикриптофиты, почки возобновления которых находятся у поверхности почвы или не выше 2 см над нею. Это — астрагалы, *Heteropappus altaicus*. Выявлена большая группа смешанного типа гемикриптофиты-геофиты, к которым относятся все доминирующие и наиболее характерные степные виды — ковыльки, луки, ирисы, *Convolvulus ammanii* Desr., *Ptilotrichum canescens* (DC.) C. A. Mey. и др. Настоящими геофитами являются *Asparagus gobicus*, *Rheum nanum*, *Ferula bungeana*, *Lagochilus ilicifolius*, *Peganum nigellastrum*, *Vincetoxicum sibiricum* и др.

Сравнительно много здесь терофитов — *Eragrostis minor*, *Aristida heymannii*, *Corispermum mongolicum* и др.

Для гобийских растений как степных, так и пустынных характерна удивительная пластичность в приспособлении к перезимовыванию в резко меняющихся условиях температурного режима. Здесь мало видов, которые имели бы только один тип почек или побегов перезимовывания. В этом отношении постоянны только терофиты и некоторые кустарники-фанерофиты. Травы же и полукустарнички обычно имеют почки, раскрытые в разной степени — от открытой почки до розеточного побега (рис. 3). Иногда верхушечные почки открытые, а боковые — закрытые. Кроме того, почки часто расположены у поверхности почвы, над нею и в почве, так как многие травы образуют корневые отпрыски, либо имеют резервные спящие почки.

На степных участках преобладают гемикриптофиты-геофиты, а на пустынном — хамефиты.

Несмотря на обилие растений, зимующих с зелеными листьями, степень зимнезелености их невелика. В аспекте они не играют никакой роли, продуктивность их чрезвычайно мала, эта зеленая масса хозяйственного значения не имеет.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1909). Очерк растительности и ее последовательной смены на участке «Стрелецкая степь» под Курском. Тр. СПб. общ. естествоисп., XI, 1. — Береснева И. А. (1974). Термический режим почв пустынно-степного стационара Булган-сомон. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л. — Борисова И. В., Т. А. Попова. (1974). Учет фенологического состояния степных и пустынных растений Северной Гоби (МНР). В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л. — Воронов А. Г. (1952). О перезимовывании травянистых растений. Бот. ж., 37, 2. — Высоцкий Г. Н. (1901). Биологические, почвенные и фенологические наблюдения и исследования в Велико-Анадоле (1893 г.). — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. — Гордеева Т. К. (1972). Комплексные стационарные исследования природных кормовых угодий Монгольской Народной Республики. Бот. ж., 57, 2. — Гордеева Т. К. (1974). Основные черты растительности пустынно-степного стационара Булган-сомон.

В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л. — Горшкова А. А. (1966). Биология пастбищных растений Забайкалья. — Горшкова А. А., О. П. Родченко. (1959). О перезимовывании некоторых растений в Иркутско-Балаганской лесостепи. Бот. ж., 44, 11. — Данилов С. И. (1937). Характеристика кормового достоинства травостоя зимних пастбищ Бурят-Монгольской АССР. Вестн. ДВФ АН СССР, 25. — Зозулин Г. М. (1949). Характер зимнего покоя некоторых многолетников западносибирской флоры. Науч.-метод. зап. главн. управл. по заповедникам РСФСР, 12. — Калинина А. В. (1954). Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комис. АН СССР, 60. — Калинина А. В. (1974). Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики. — Кожевников А. В. (1931). О перезимовке и ритме развития весенних растений липового леса. Бюлл. МОИП, отд. биол., 40, 1—2. — Лапшина Е. И. (1928). О перезимовывании высших растений по наблюдениям в окрестностях Петергофа. Тр. Петергофск. н.-иссл. инст., 5. — Пачоский И. К. (1921). Основы фитосоциологии. — Прозоровский Н. А. (1940). Наблюдения над осенним и зимним состоянием степных растений. Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповед., 1. — Рещиков М. А. (1954). Степи Юго-Восточного Забайкалья. Автореф. канд. дис. — Рещиков М. А. (1961). Степи Западного Забайкалья. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. МГУ, 6. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Умаров К. У., Г. Н. Якунин. (1974). Характеристика бурых пустынно-степных почв Булганского стационара. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л. — Цаценкин И. А., А. А. Юнатов. (1951). Естественные кормовые ресурсы Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комис. АН СССР, 40. — Юнатов А. А. (1947). К вопросу о зимнем использовании пастбищ в Гобийской части МНР. Уч. зап. Монг. гос. унив., II, 6. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова МНР. Тр. Монг. комис. АН СССР, 39. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. — Юнатов А. А. (1974). Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. — Diels L. (1918). Das Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. Ber. Dtsch. bot. Ges., 36, H. 6. — Linkola K. (1922). Zur Kenntnis der Überwinterung der Unkräuter und Ruderalpflanzen in der Gegend von Helsingfors. Soc. Zoolog.-Botan. Fenn., 1, 7.

Институт ботаники АН МНР,
Улан-Батор (МНР).

Получено 21 XI 1978.

УДК 581.3 : 582.761.2

Т. Н. Наумова

НУЦЕЛЛЯРНАЯ ПОЛИЭМБРИОНИЯ В РОДЕ *SARCOCOCCA (BUXACEAE)*

T. N. NAUMOVA. NUCELLAR POLYEMBRYONY IN *SARCOCOCCA* (*BUXACEAE*)

Обнаружено, что у *Sarcococca humilis* Hort. и *S. hookeriana* Baill. клетки яйцевого аппарата дегенерируют вскоре после образования. Половые зародыши не развиваются. Эндосперм апомиктический, клеточный. Нуцеллярные проэмбрио лишены закономерностей в направлении и последовательности клеточных делений, однако в дальнейшем они становятся нормально дифференцированными. В зрелом семени присутствуют один или несколько нуцеллярных зародышей и перисперм; эндосперм лизирует рано.

Настоящая работа является продолжением начатого ранее эмбриологического исследования рода *Sarcococca* (Наумова, 1979). Предпринята она с целью выявления особенностей в развитии генеративных структур покрытосемянных, характеризующихся адвентивной эмбрионией. В данном исследовании рассматриваются формирование апомиктического эндосперма, генезис нуцеллуса и равитие нуцеллярных зародышей.

Объектами исследований были *S. humilis* Hort. и *S. hookeriana* Baill.

Литературные сведения по эмбриологии представителей рода *Sarcococca* очень ограничены. Лишь у Вигера (Wiger, 1930, 1935, 1936) имеются данные о том, что у саркококк обнаружена автономная нуцелляр-

ная полиэмбриония и их эндосперм ядерный. Ранее полиэмбриония была описана у *S. ruscifolia* (Orr, 1923). Детального и последовательного изучения развития эндосперма, нуцеллуса и эмбриогенеза в роде *Sarcococca* не проводилось.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследований собирали в 1975—1978 гг. как с растений, интродуцированных в Никитском и Батумском ботанических садах (*S. humilis*), так и с оранжерейных экземпляров (*S. humilis* и *S. hookeriana*), выращенных в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде и в Ботаническом саду Киевского государственного университета им. Т. Г. Шевченко. Фиксации проводили с апреля по август по одному-два раза в месяц. Для исследования зрелых семян брали семена предыдущего года, сохраняющиеся на растениях вместе с молодыми завязями. Материал фиксировали в смеси ФАА, обезвоживали и заключали в парафин по общепринятой цитологической методике. Срезы изготовляли толщиной 13—15 мкм. Окрашивали препараты гематоксилином Гейденгайна с подкраской конго красным, а также генциан-виолетом с подкраской и дифференциацией оранжем «Ж» в гвоздичном масле и процseparовыми красителями. Рисунки изготовлялись с помощью микроскопа Amplival и рисовального аппарата РА-5.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Эндосперм. У исследованных видов саркококк эндосперм формируется, несмотря на то что их пыльцевые зерна стерильны. При отсутствии двойного оплодотворения единственным источником, дающим начало апомиктическому эндосперму, могут служить ядра, находящиеся в центральной клетке зародышевого мешка.

Ранее было уже отмечено, что зародышевый мешок саркококк, формирующийся по Polygonum-типу, характеризуется некоторыми отклонениями от нормы (Наумова, 1979).

Исследования более поздних этапов развития эмбриональных структур у *S. humilis* и *S. hookeriana* показали, что клетки яйцевого аппарата вскоре после образования могут несколько увеличиваться в размерах, ядра некоторых из них иногда делятся (рис. 1, *1*), но позднее они дегенерируют. Случаев сохранения и нормального функционирования яйцевого аппарата на наблюдалось.

В халазальном районе зародышевого мешка, как уже отмечалось (Наумова, 1979), образование клеток-антипод происходит непостоянно. Довольно часто клеточные оболочки между халазальными ядрами не формируются и эти три ядра оказываются в центральной клетке наряду с двумя полярными ядрами. Возможны также и промежуточные варианты, когда возникают лишь одна или две клетки-антиподы. В этих случаях в центральной клетке наряду с двумя полярными ядрами остаются соответственно не все три, а два или одно халазальное ядро. В связи с этим в центральной клетке у саркококк может присутствовать непостоянное число ядер — от 2 до 5.

При наличии отчетливо выраженных антипод в центральной клетке можно было обнаружить слившиеся два полярных ядра в первичное ядро эндосперма. В тех же случаях, когда в центральной клетке наряду с полярными находились и халазальные ядра, неоднократно приходилось наблюдать, что свободные халазальные ядра понимались вверх в направлении полярных ядер (рис. 1, *1*). В дальнейшем наблюдалось объединение всех ядер, находящихся в центральной клетке. Довольно часты картины очень тесного контакта двух полярных и одного-трех халазальных ядер, при этом наружные ядерные мембраны выглядели более толстыми, чем внутренние (рис. 1, *3а*, *3б*). Очевидно, все эти ядра в дальнейшем сливаются, формируя полиплоидное первичное ядро эндосперма.

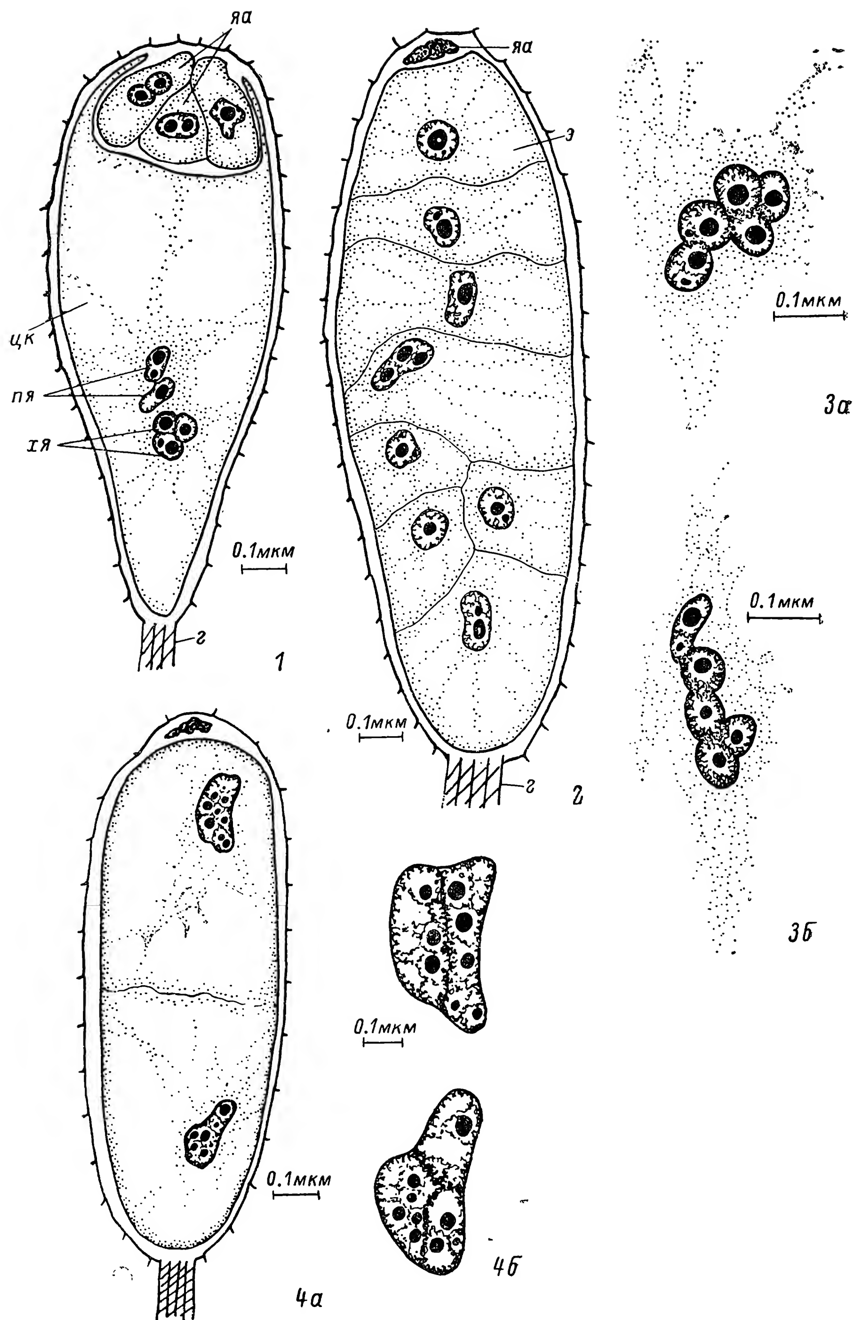


Рис. 1. Эндоспермогенез у *Sarcococca humilis* Hort.

1 — зародышевый мешок с аномальными клетками яйцевого аппарата; в центральной клетке два полярных и три халазальных ядра; *2* — клеточный эндосперм на ранних стадиях развития; яйцевой аппарат дегенерировал; *3а*, *3б* — сливающиеся полярные и халазальные ядра; *4а* — центральная клетка с двуклеточным эндоспермом, *4б* — структура ядер двуклеточного эндосперма. *яа* — яйцевой аппарат, *цк* — центральная клетка, *пя* — полярные ядра, *хя* — халазальные ядра, *э* — эндосперм, *г* — гипостаза.

Таким образом, у саркококк теоретически возможны два пути образования первичного ядра эндосперма: за счет слияния только двух полярных ядер; за счет слияния полярных и одного-трех халазальных ядер, при этом первичное ядро эндосперма будет полиплоидным — от 3n до 5n.

Довольно трудно определенно ответить на вопрос о том, в каком из этих двух случаев первичное ядро чаще дает начало эндосперму, так как нам не удалось определить числа хромосом в развивающемся

эндосперме. Однако проведенные наблюдения над структурой фертильных и стерильных семяпочек позволили один из этих путей считать более вероятным. Оказалось, что из 3—5 семяпочек завязи лишь 1—2, редко 3 семяпочки остаются фертильными. У большинства стерильных семяпочек в центральной клетке довольно долго сохраняются либо слившиеся, либо лежащие рядом и дегенерирующие полярные ядра, никаких других ядер при этом не обнаруживалось, клетки-антиподы оставались довольно отчетливо различимыми. Дегенерирующие же комплексы из полярных и халазальных ядер в стерильных семяпочках не были обнаружены. В фертильных семяпочках в это время уже развивался эндосперм.

Таким образом, сведения, которыми мы располагаем, позволяют считать более вероятным, что эндосперм у саркококк все же имеет полиплоидную природу и формируется из ядра, возникшего от слияния полярных и халазальных ядер. Косвенным подтверждением этого факта может служить также структура ядер двуклеточного эндосперма (рис. 1, *4а*). Эти ядра очень крупные, имеют лопастную форму и множество ядрышек (рис. 1, *4б*). На начальных этапах развития эндосперма формирующиеся клеточные оболочки очень тонкие, слабо окрашивающиеся и почти не различимые при светооптическом исследовании. Однако характер распределения ядер эндосперма в центральной клетке и асинхронное их деление, не характерное для ценоцитных структур, несомненно свидетельствуют о том, что развивающийся эндосперм саркококк следует считать клеточным. При последующих делениях клеточные оболочки в эндосперме становятся более отчетливыми, а ядра приобретают более правильную форму по сравнению с первоначальной, но часто они остаются многоядрышковыми (рис. 1, *2*). Клеточные деления в эндосперме довольно интенсивные, и в скором времени после начала развития эндосперм занимает довольно значительный объем в центральной части семяпочки (рис. 2, *2*, *3*). У исследованных видов наблюдать эндосперм можно в течение лишь довольно непродолжительного времени: при формировании множества нуцеллярных зародышей очень интенсивно потребляется эндосперм, который вскоре исчезает. При наличии в семени многоклеточных шаровидных зародышей эндосперм обнаружить часто не удается, на более поздних этапах развития он также отсутствует (рис. 2, *4*, *8*).

Нуцеллус. Генезису этой ткани нами уделено особое внимание в связи с наличием у исследуемых видов нуцеллярной полиэмбрионии. Согласно большинству исследователей, нуцеллус определяется как центральная многоклеточная часть семяпочки, содержащая как вегетативные, так и спорогенные клетки. В процессе развития семяпочки у многих покрытосемянных происходит некоторая дифференциация соматических тканей нуцеллуса: в микропилярной части семяпочки над зародышевым мешком могут сформироваться нуцеллярный колпачок и париетальная ткань, а в халазальном — гипостаза. У покрытосемянных, характеризующихся половым воспроизведением, роль и функции каждой из этих тканей более или менее одинаковы и сводятся в основном к обеспечению зародышевого мешка питательными веществами. При нуцеллярной эмбрионии значение их оказывается несколько различным.

Наблюдения над нуцеллусом были начаты с самых начальных этапов развития семяпочки (Наумова, 1979). Семяпочки у саркококк крассинуцеллятные, у них образуется хорошо развитый комплекс кроющих клеток — париетальная ткань. Клетки этой ткани интенсивно делятся периклинально от момента ее заложения до стадии четырехъ-восьмиядерного зародышевого мешка. Нуцеллярная ткань, окружающая зародышевый мешок с боков, также хорошо развита. Непосредственно под зародышевым мешком расположена гипостаза (рис. 1, *1*; 2, *1*).

Наблюдения, проводимые на более поздних этапах развития семяпочек саркококк, после образования зрелого зародышевого мешка, позволили обнаружить характерные изменения, происходящие в окружающих его соматических тканях.

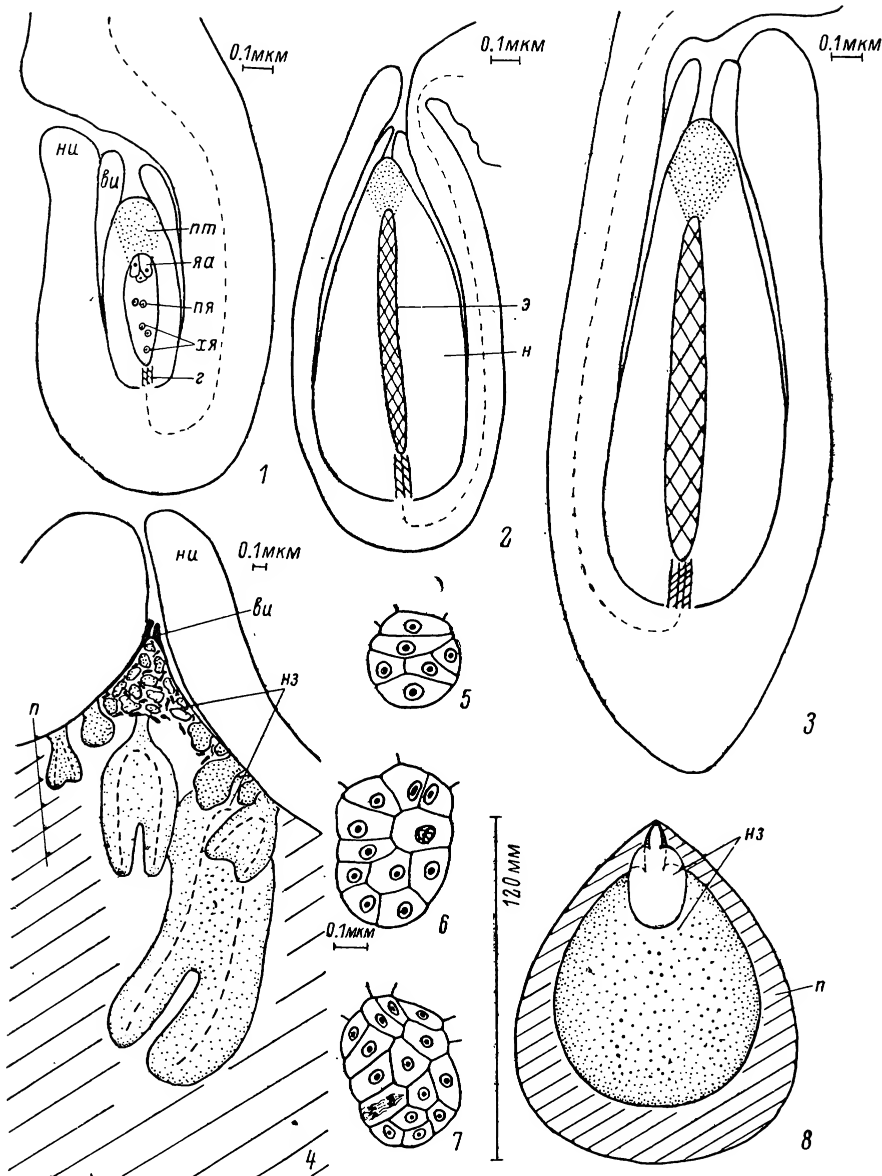


Рис. 2. Развитие генеративных структур *Sarcococca humilis* Hort. и *S. hookeriana* Baill. после завершения макрогаметогенеза.

1 — семяпочка *S. humilis* со зрелым зародышевым мешком, лишенным клеток антипод; *2*, *3* — семяпочки *S. humilis* (*2*) и *S. hookeriana* (*3*) с развивающимся клеточным эндоспермом; яйцевой аппарат дегенерировал; *4* — микропилярная часть семяпочки *S. humilis* с множеством развивающихся нуцеллярных зародышей, эндосперм лизировал, перисперм очень мощный; *5*—*7* — нуцеллярные проэмбрио *S. humilis*; *8* — схема зрелого семени *S. humilis*.
ви — внутренний интегумент, *ни* — наружный интегумент, *н* — нуцеллус, *пт* — париетальная ткань, *п* — перисперм, *нз* — нуцеллярные зародыши; остальные обозначения, как на рис. 1.

Почти одновременно с дегенерацией клеток яйцевого аппарата начинаются изменения и в париетальной ткани: ее клетки, прекратившие деления, постепенно превращаются из удлиненных, таблитчатых в более округлые; некоторые из них начинают увеличиваться в размерах (рис. 3, *1*). Далее происходит очень интенсивный рост большинства клеток париетальной ткани (рис. 3, *2*, *3*). Эти клетки становятся крупными, цитоплазма их выглядит очень плотной, она, очевидно, богата клеточными органеллами; вакуоли немногочисленные и мелкие. Ядра таких клеток очень крупные, увеличиваются в размерах и ядрышки, часто их в ядре бывает два или три. Клеточные оболочки большинства клеток париетальной

ткани утолщаются. Наиболее активными выглядят париетальные клетки, прилегающие к центральной клетке с развивающимся в ней эндоспермом. Некоторые из клеток этой ткани разрушаются, причины их дегенерации могут быть как механического, так и физиологического характера (рис. 3, *2*). Париетальную ткань в таком состоянии можно наблюдать спустя около трех месяцев после цветения. Полученные данные свидетельствуют о резких изменениях в состоянии клеток париетальной ткани, происшедших, вероятно, в связи с ее переходом на иной, не характерный для обычных соматических тканей путь развития.

В дальнейшем каждая из крупных клеток париетальной ткани начинает делиться. На рис. 3, *3* изображена та стадия развития, когда большинство из клеток париетальной ткани претерпело ряд митозов. За счет этого значительно увеличился общий объем этой ткани. Данный рисунок позволяет также выявить характер структур, возникших в результате делений. Во-первых, необходимо отметить тот факт, что происшедшие митозы привели к образованию неоднородной ткани. Каждая из клеток, поделившись часто несколько раз, образовала свой клеточный комплекс, который имеет более толстую наружную оболочку, сохранившуюся от материнской клетки, и тонкие оболочки между сестринскими клетками внутри комплекса. Что же представляют собой эти клеточные комплексы? По нашему мнению, это нуцеллярные проэмбрио, начало им дали крупные активные клетки париетальной ткани, которые следует считать инициальными. Таким образом, на данном этапе развития у исследуемых видов над центральной клеткой с развивающимся в ней эндоспермом располагается множество нуцеллярных проэмбрио или еще не поделившихся инициальных клеток (рис. 3, *3*). Характерной особенностью париетальной ткани у исследованных видов является то, что почти все клетки ее становятся инициальными и более или менее одновременно приступают к делениям (рис. 3, *2*, *3*).

Нуцеллярная ткань, окружающая центральную клетку с боков, также очень своеобразна. Как было показано ранее (Наумова, 1979), ее клетки начинают интенсивно разрушаться со стадии двухъ-четырехъядерного зародышевого мешка. Этот процесс наблюдается и позднее — на всех этапах развития семян. Однако мощный нуцеллус в семяпочках присутствует постоянно. Каков же источник увеличения числа клеток нуцеллуса на стадиях, когда большинство из них становится не способным к делениям? Удалось обнаружить, что роль такого источника выполняют клетки субэпидермального слоя нуцеллуса. Этот слой в микропилярной части семяпочки граничит с клетками париетальной ткани, а в халазальной — с клетками гипостазы. За счет активного функционирования клеток этого слоя нуцеллус у *S. humilis* и *S. hookeriana* превращается в мощную ткань, которая наибольшего объема достигает в период развития нуцеллярных зародышей (рис. 2, *1*—*3*; 3, *4*).

При наличии быстро потребляемого эндосперма мощная нуцеллярная ткань, превращающаяся впоследствии в перисперм, выполняет роль питательной ткани, поддерживающей существование множества нуцеллярных зародышей (рис. 2, *4*, *8*). Клетки этой части нуцеллуса обычно не становятся инициальными и не дают нуцеллярных зародышей. Возможно, только некоторые из клеток, граничащие с париетальными и прилегающие к центральной клетке, могут встать на эмбриональный путь развития.

Эмбриогенез и полиэмбриония. Начальные этапы эмбриогенеза представлены на рис. 3, *3*. Здесь, как нами уже было отмечено, каждая из инициальных клеток, поделившись несколько раз, дала нуцеллярный проэмбрио. Эти проэмбрио наблюдаются как вблизи, так и вдали от центральной клетки. У всех нуцеллярных проэмбрио отсутствуют какая-либо направленность и последовательность клеточных делений (рис. 2, *5*—*7*). В этот период происходят, очевидно, накопление клеточного материала и увеличение объема проэмбрио. Лишь у довольно

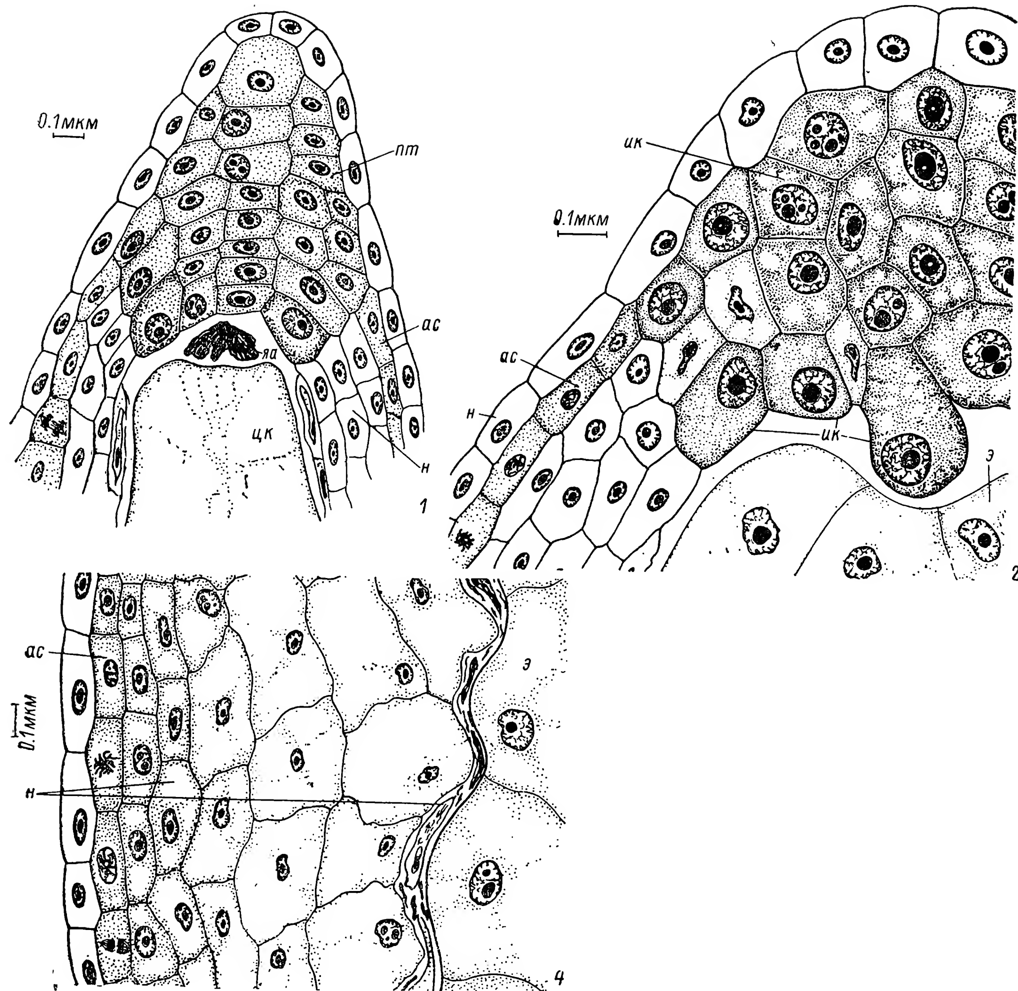


Рис. 3. Генезис нуцеллуса у *Sarcococca humilis* Hort.

1 — микропилярная часть семяпочки *S. humilis*, в париетальной ткани начинается дифференциация инициальных клеток; *2* — фрагмент микропилярной части семяпочки на более позднем этапе развития; почти все клетки париетальной ткани превратились в инициальные, некоторые из клеток дегенерируют; клетки, прилегающие к центральной клетке сбоку, морфологически отличаются от париетальных; *3* — микропилярная часть семяпочки с париетальной тканью, большинство клеток которой претерпело ряд митозов, стало инициальными и образовало нуцеллярные проэмбрио; *4* — средняя часть семяпочки с фрагментом нуцеллярной ткани; видны активные субэпидермальные клетки нуцеллуса.

ик — инициальные клетки, *нп* — нуцеллярные проэмбрио, *ас* — активный субэпидермальный слой клеток нуцеллуса; остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

крупных многоклеточных шаровидных зародышей можно видеть первый признак дифференциации — сформировавшуюся эмбриодерму.

После образования эмбриодермы в нуцеллярных зародышах начинается закономерная дифференциация, приводящая к формированию нормально развитых, двухсемядольных зародышей (рис. 2, *4*, *8*). Для *S. humilis* и *S. hookeriana*, подобно другим исследованным видам этого рода — *S. ruscifolia* и *S. pruniformis* — характерна полиэмбриония — развитие в семени нескольких нуцеллярных зародышей. Несмотря на то что нуцеллярных проэмбрио закладывается очень много (рис. 2, *4*), к периоду созревания семян в большинстве случаев остаются лишь 1—2, реже 3—5 зародышей, окруженных периспермом (рис. 2, *8*); другие зародыши разрушаются и служат дополнительным источником питания. Один из зародышей семени, как правило, становится более крупным (рис. 2, *8*). Процент полиэмбриональных семян у *S. humilis* высок — 70—80. В процессе развития семяпочки внутренний интегумент разрушается; семенная кожура образуется наружным интегументом.

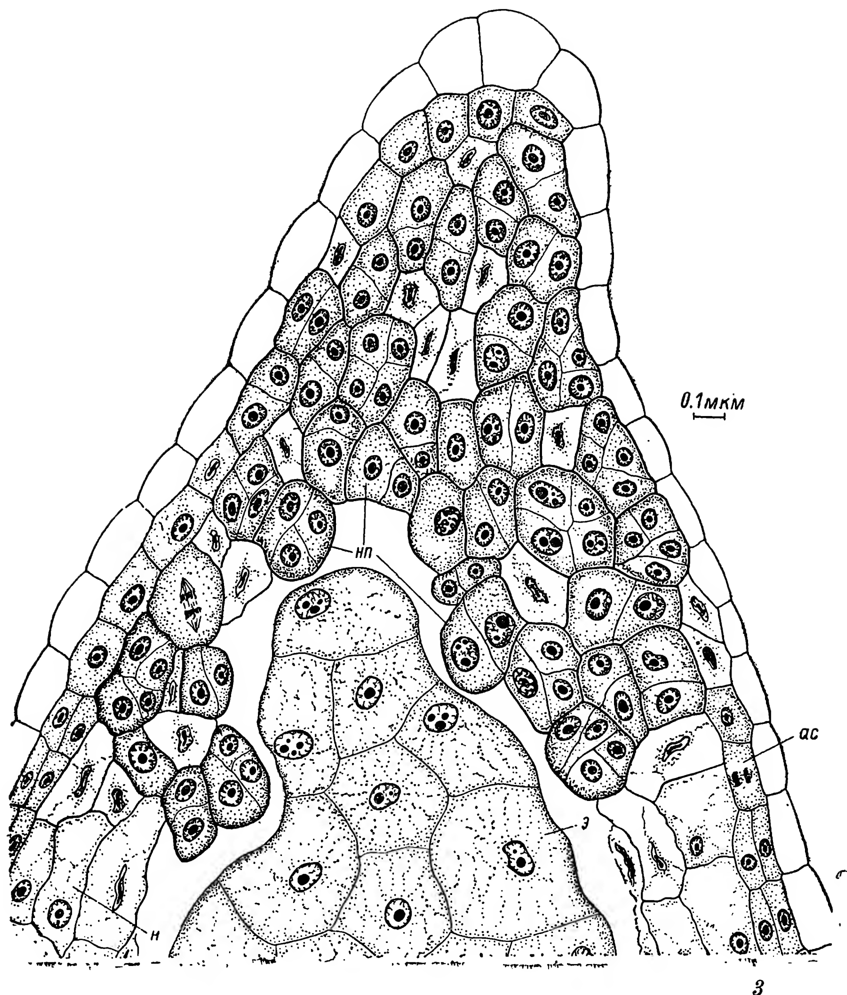


Рис. 3 *(продолжение)*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из полученных данных, по нашему мнению, наибольший интерес представляют результаты по развитию эндосперма и нуцеллуса у исследованных видов саркококк.

Обсуждая особенности формирования апомиктического эндосперма у саркококк, прежде всего следует обратить внимание на тот факт, что у большинства покрытосемянных зародышевые мешки Polygonum-типа имеют очень константную организацию и содержат 3 клетки яйцевого аппарата, дифференцированные на синергиды и яйцеклетку, центральную клетку с двумя полярными ядрами и 3 клетки-антиподы. У саркококк же, как показали наши исследования, такая структура в большинстве случаев нарушена: нет четкой дифференциации клеток яйцевого аппарата, возможны аномальные отклонения в их строении; процесс клеткообразования в халазальной части зародышевого мешка часто нарушен. В связи с этим число ядер в центральной клетке непостоянно: в ней наряду с полярными могут присутствовать и 1—3 халазальных ядра. В дальнейшем после цветения из семи клеток зародышевого мешка жизнеспособной остается лишь одна центральная клетка, в которой развивается апомиктический эндосперм. Вполне возможно, что все изменения, имеющие место в структуре зрелого зародышевого мешка Polygonum-типа, связаны с полной утратой саркококками полового процесса и переходом их на апомиктический путь воспроизведения.

Представляет интерес также способ формирования апомиктического эндосперма у саркококк. Исходя из полученных нами данных, считаем возможным два пути его образования: из слившихся полярных ядер и из слившихся полярных и халазальных ядер. Однако мы больше склонны думать, что эндосперм у саркококк имеет полиплоидную природу и формируется вторым путем. Образование апомиктического эндосперма из слившихся полярных и халазальных ядер при Polygonum-типе зародышевого мешка ранее в литературе описано не было; возможно, это связано с тем, что образование и развитие эндосперма апомиктической природы у покрытосемянных в целом изучены слабо. Для видов с адвентивной эмбрионией до сих пор было описано формирование лишь диплоидного апомиктического эндосперма, возникающего при слиянии двух полярных ядер (Наумова, Яковлев, 1972, и др.).

Для других покрытосемянных с би- и тетраспорическими зародышевыми мешками, однако, известно, что в образовании первичного ядра эндосперма может принимать участие разное число ядер — от 4 до 13 или даже больше (Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1976). В результате такого множественного слияния формируется первичное полиплоидное ядро эндосперма. Было показано, что при указанных ценоспорических типах макрогаметогенеза довольно часто наблюдается депрессия халазальной зоны зародышевого мешка, приводящая нередко к нарушению клеткообразования в антиподах (Романов, 1971). В этих случаях присутствующие в центральной клетке ядра могут быть по происхождению как полярными, так и халазальными.

Подобное явление было описано также нами при изучении макрогаметогенеза у *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. (Наумова, Яковлев, 1975; Naumova, 1978). Было показано, что при биспорических зародышевых мешках у этого вида часто не происходит образования клеток-антипод, антиподальные ядра находятся в центральной клетке и оказываются способными перемещаться вверх — к полярным ядрам; правда, вопрос об участии их в образовании эндосперма у *T. camschatcense* остался открытым.

Сходные картины наблюдались у орхидных (Савина, 1972) и других покрытосемянных. Поддубная-Арнольди (1976) указывает, что в 8—11—16-ядерных зародышевых мешках с самого начала число клеток антипод может быть непостоянным — не 3, а больше или меньше. Автор также отмечает, что в этом случае клетки антипод могут не образовываться и антиподы будут иметь форму свободных ядер. В целом вопрос о роли свободных халазальных ядер у покрытосемянных с разными типами макрогаметогенеза специально не изучался.

Таким образом, наличие в центральной клетке у саркококк как полярных, так и халазальных ядер, а также их слияние при формировании первичного ядра апомиктического эндосперма не могут быть расценены как необычные и исключительные явления, несмотря на то что депрессия халазального района зародышевого мешка при нормальном типе макрогаметогенеза отмечается относительно редко.

Обсуждая эндоспермогенез, уместно также остановиться и на его типе. Согласно литературным данным, для представителей рода *Sarcococca* характерен ядерный эндосперм (Wiger, 1935; Mauritzon, 1935). Согласно же полученным нами сведениям, формирование эндосперма у саркококк соответствует клеточному типу развития. Возможно, полученные данные по этому вопросу помогут в разрешении спорных филогенетических вопросов.

Анализируя полученные данные по развитию нуцеллуса у саркококк, мы пришли к убеждению, что в процессе развития семяпочки роли париетальной ткани и остального нуцеллуса, окружающего зародышевый мешок с боков, значительно различаются. Так, большинство клеток париетальной ткани превращается в инициальные и дает начало нуцеллярным зародышам. Разрушение клеток этой ткани на границе с центральной клеткой в период ее роста не происходит. Клетки же нуцеллуса, распо-

ложенные ниже ее и прилегающие к центральной клетке с боков, разрушаются очень интесивно. Этот процесс, как было уже показано, начинается рано и отчетливо заметен уже с двухъ-четырехъядерной стадии макрогаметогенеза (Наумова, 1979). Клетки этой зоны нуцеллуса участия в образовании нуцеллярных зародышей, как правило, не принимают. В дальнейшем они превращаются в клетки перисперма, который у саркококк является очень мощным и выполняет роль одного из источников питания апомиктических зародышей.

Таким образом, у саркококк отчетливо выявлено неодинаковое участие клеток разных зон нуцеллуса в образовании нуцеллярных зародышей. Установлено, что апомиктические зародыши возникают у них главным образом из клеток париетальной ткани. Этот факт в литературе до сих пор специально не обсуждался, хотя было известно, что у большинства покрытосемянных с данной формой апомиксиса инициальные клетки и развивающиеся из них зародыши наиболее часто располагаются в микропилярном районе семяпочки. Вероятнее всего, что этот пробел был связан с тем, что не проводилось специальных исследований генезиса соматических тканей от момента заложения до формирования нуцеллярных зародышей.

Ранее нами была изучена нуцеллярная полиэмбриония у *Opuntia elata* Linke et Otto (Наумова, 1978). Для этого вида, согласно литературным данным (Tiagi, 1970), как и для представителей рода *Sarcococca*, характерны крассинуцеллятные семяпочки и присутствие хорошо развитой париетальной ткани. У *O. elata* клетки париетальной ткани не становятся непосредственно инициальными и не дают нуцеллярных зародышей, а формируют новую, более молодую нуцеллярную ткань, располагающуюся над центральной клеткой с развивающимся эндоспермом. Клетки этой новой ткани и дают начало нуцеллярным зародышам.

Исходя из данных, полученных при изучении нуцеллярной полиэмбрионии у опунций и саркококк, есть все основания предполагать, что в случаях нуцеллярной полиэмбрионии, которая наблюдается у покрытосемянных с крассинуцеллятными семяпочками, париетальная ткань оказывается наиболее активной и ее клетки представляют собой источник для формирования нуцеллярных зародышей. Остальная часть нуцеллуса снабжает развивающиеся зародыши питательными веществами.

Своеобразен у саркококк также процесс дифференциации инициальных клеток. У большинства покрытосемянных этот процесс сопровождается очень интенсивной дегенерацией клеток нуцеллуса, окружающих инициальные клетки (Навашин и др., 1952). У саркококк же почти каждая из париетальных клеток превращается в инициальную, дегенерирующие клетки наблюдаются не столь часто. В связи с этим у саркококк париетальная ткань почти полностью превращается во множество нуцеллярных проэмбрио, обособленных друг от друга утолщенными материнскими оболочками инициальных клеток. Изучению процессов дегенерации клеток, наблюдаемых в соматических тканях семяпочки и сопровождающих фактически все генеративные процессы от заложения макроспоры до созревания семени, в настоящее время уделяется все большее внимание. Об этом свидетельствуют работы, проводимые как на световом, так и на электронномикроскопическом уровнях (Philipson, 1978, и др.). Высказывается предположение о том, что процесс дегенерации клеток генетически обусловлен.

Развитие адвентивных зародышей, как и других генеративных структур покрытосемянных, тесно связано с процессами дегенерации окружающих их клеток, но интенсивность этих процессов у разных видов может быть несколько различной.

Исходя из полученных данных, необходимо отметить, что у саркококк, полностью перешедших на апомиктический путь воспроизведения, наблюдаются значительные изменения в развитии всей генеративной сферы: в процессах микро- и макрогаметогенеза, эндоспермогенеза, а также

в генезисе соматических тканей семяпочки, однако, несмотря на это и благодаря наличию нуцеллярной полиэмбрионии, способность к образованию жизнеспособных семян в роде *Sarcococca* сохраняется.

Выражаю искреннюю благодарность профессору М. С. Яковлеву за постоянное внимание, интерес к работе, ценные замечания и Т. А. Плющ — за техническую помощь.

ЛИТЕРАТУРА

Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосемянных. — Навашин М. С., Е. Н. Герасимова-Навашина, М. С. Яковлев. (1952). О роли живого вещества в процессе воспроизведения у растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 5. — Наумова Т. Н. (1978). Особенности развития нуцеллярной ткани и нуцеллярная полиэмбриония у *Opuntia elata* (*Cactaceae*). Бот. ж., 63, 3. — (Naumova T. N.) Наумова Т. Н. (1978). Peculiarity of macrogametogenesis and post-fertilization development of *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. Bull. Soc. bot. France, 125, 1—2. — Наумова Т. Н. (1979). Микро- и макрогаметогенез у *Sarcococca humilis* Hort. (*Buxaceae*). Бот. ж., 63, 5. — Наумова Т. Н., М. С. Яковлев. (1972). Адвентивная эмбриония у покрытосемянных растений. Бот. ж., 57. 8. — Наумова Т. Н., М. С. Яковлев. (1975). Макрогаметогенез *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. Бот. ж., 60, 3. — Поддубная-Арнольди В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосемянных растений. — Романов И. Д. (1971). Типы развития зародышевого мешка покрытосемянных растений. В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев. — Савина Г. И. (1972). Развитие зародышевого мешка у *Ophrys insectifera* L. Бот. ж., 57, 1. — Mauritzon J. (1935). Kritik von J. Wiger's Abhandlung «Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae* and *Burseraceae*». Bot. Notiser, 490. — Orr W. S. (1923). Polyembryony in *Sarcococca ruscifolia* Stapf. Not. Roy. Bot. Gard. Edinburg, 14, 21. — Philipson M. N. (1978). Nucellar degeneration in *Cartodaria* (*Gramineae*). Protoplasma, 95, 4. — Tiagi V. D. (1970). *Cactaceae*. Bull. Kidian not. Sci. Acad., 41, 29. — Wiger J. (1930). Ein neuer Fall von autonomer Nucellar Polyembryonie. Bot. Notiser, 368. — Wiger J. (1935). Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae*, *Simarubaceae*. Lund. — Wiger J. (1936). Reply to remarks on my paper on *Buxaceae*, *Meliaceae* ets. Bot. Notiser, 6, 585.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 III 1979.

УДК 58 (234.421.1)

В. И. Комендар, И. И. Неймет

К ИЗУЧЕНИЮ ЭФЕМЕРОИДОВ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

V. I. KOMENDAR, I. I. NEIMET. THE STUDY OF EPHEMEROIDS OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Приводятся результаты исследований пяти видов эфемероидов, произрастающих в Украинских Карпатах: шафран банатский *Crocus banaticus* J. Gay (метант), шафран Гейфеля *C. heuffelianus* Herb., кандык собачий зуб *Erythronium dens-canis* L., леопольдия хохлатая *Leopoldia comosa* (L.) Parl. и нарцисс узколистный *Narcissus angustifolius* Curt. Изучен современный ареал этих видов, а также указаны причины, вызывающие уменьшение площадей их произрастания. Впервые приводятся данные о семенной продуктивности шафрана банатского, шафрана Гейфеля, кандыка собачьего зуба и о соотношении вегетативного и семенного размножения. Подчеркивается преобладание семенного размножения над вегетативным в естественных условиях.

Из 107 видов ранневесенних растений Карпат 51 составляют эфемероиды. Среди последних 21 относится к редким, 8 — к исчезающим видам. Более 10 лет мы изучаем современные ареалы, эколого-биологические особенности, жизненные циклы редких и исчезающих видов, причины, влияющие на сокращение площадей их произрастания.

Изучены следующие виды: шафран банатский *Crocus banaticus* J. Gay, шафран Гейфеля *C. heuffelianus* Herb., кандык собачий зуб *Ery-*

thronium dens-canis L., леопольдия хохлатая *Leopoldia comosa* (L.) Parl., нарцисс узколистный *Narcissus angustifolius* Curt. и ряд других. Из этих видов *Crocus banaticus* является метантом.

В статье приводятся сведения о результатах пятилетних исследований вышеперечисленных растений. Данные по изучению *Narcissus angustifolius* были опубликованы нами ранее (Комендар и др., 1977).

Crocus banaticus — интересный в научном и практическом отношении вид. Произрастает в СССР только в Закарпатье и является компонентом дубовых, дубово-грабовых лесов Виноградовского, Иршавского и отчасти Тячевского районов. Здесь проходит крайняя восточная граница ареала этого вида. Ареал *C. banaticus* за пределами СССР охватывает территорию Венгрии, Румынии, Югославии (Jávorka, 1925). Некоторые сведения о его распространении в Закарпатье имеются в работах С. С. Фодора (1974) и В. И. Чопика (1978).

Мы стремились уточнить распространение этого вида в Закарпатье. Его заросли обнаружены в окрестностях сел Великая Паладь, Дяково, Клыновая гора, Малая и Велика Копаня, Буковое, Широкое Виноградовского р-на, в окрестностях сел Заболотное, Малый Раковец Иршавского р-на, в окрестностях сел Крайниково, Олександровка Хустского р-на, недалеко от с. Теребля Тячевского р-на. Самые большие заросли сосредоточены в предгорьях Виноградовского р-на у сел Буковое, Малая Копаня, Клыновая гора.

Для *C. banaticus* характерны следующие биоморфологические признаки: длина листьев 20—35, ширина — 0.6—0.9 см, число — 2—4 на клубнелуковице. Клубнелуковица сжато-шаровидная диаметром 1—2.1. см; глубина залегания ее в почве — 2—5 см. Клубнелуковица чаще всего образует один цветок (рис. 1, *1*), но иногда она имеет два и даже три цветка. Длина трубки околоцветника 15—36 см (рис. 1, *в*); околоцветник образован шестью листочками, расположенными по три в два круга; внешний состоит из крупных, ярко-пурпурных листочков длиной 3—5 см, внутренний — из более мелких и светлых с 3—5 заметными темными жилками на заостренной верхушке. Интенсивность окраски может быть разная в зависимости от места произрастания: в лесу бледнее, на опушках ярче. По склонам произрастают одиночные растения, а в понижениях — группами по 20—50 и более особей. Возможно, это связано с лучшими условиями питания на пониженных местах, а также обусловлено сносом семян со склонов потоками воды.

В зарослях *C. banaticus* чаще всего встречаются представители неморальной флоры: *Anemone nemorosa* L., *Glechoma hederacea* L., *Vinca minor* L., *Carex sylvatica* Huds., *Asperula odorata* L. и др.

Фаза цветения у *C. banaticus* длится с начала сентября до половины октября, и начало цветения зависит от высоты местности над уровнем моря, рельефа, типа почв, микроклиматических условий. Опыление происходит при помощи шмелей. Вопрос о времени оплодотворения окончательно не изучен. Плод — трехгранная коробочка (рис. 1, *3*, *4*) — формируется весной следующего года. В феврале коробочки размером 0.5—0.8 см располагаются в почве на глубине 2—3 см. По мере созревания коробочка увеличивается в размере и выносится на поверхность почвы; белесоватый цвет стенки коробочки изменяется на зеленый за счет того, что под воздействием света происходит переход лейкопластов в хлоропласты. Полное созревание семян в коробочке происходит в мае. К этому времени коробочки у отдельных экземпляров растений выносятся на ножке до 4—5 см над почвой. Интересно отметить, что семена в них хорошо видны через пленчатую, прозрачную стенку коробочки, они имеют красновато-фиолетовый оттенок. После созревания семян коробочка в сухую погоду растрескивается тремя трещинами, семена высыпаются (рис. 1, *5*). Мы определили семенную продуктивность *C. banaticus*, произрастающего в Закарпатье. Для этого были подсчитаны семена из 50 коробочек. После обработки данных вариационно-статистическим методом потенциальная семенная продуктивность получилась $\bar{x}$29.4, а фактическая — 27.4 семян.



Рис. 1. Жизненный цикл развития *Crocus banaticus* J. Gay (рисунки оригинальные, нат. вел.).

1 — растение в фазе цветения (сентябрь, октябрь); *то* — трубка околоцветника; *2* — пыльники и пестик, трубка околоцветника, формирование новых листьев осенью (сентябрь, октябрь); *3* — растение в фазе плодоношения; коробочка с семенами (апрель—май); *4* — коробочка после высыпания семян;

В феврале следующего года семена прорастают, образуется нитевидный, слегка гофрированный первый лист 2—4 см длиной (рис.1, *6—8*). Нитевидная форма листа, видимо, имеет приспособительное значение, ибо в процессе роста приходится преодолевать различные механические

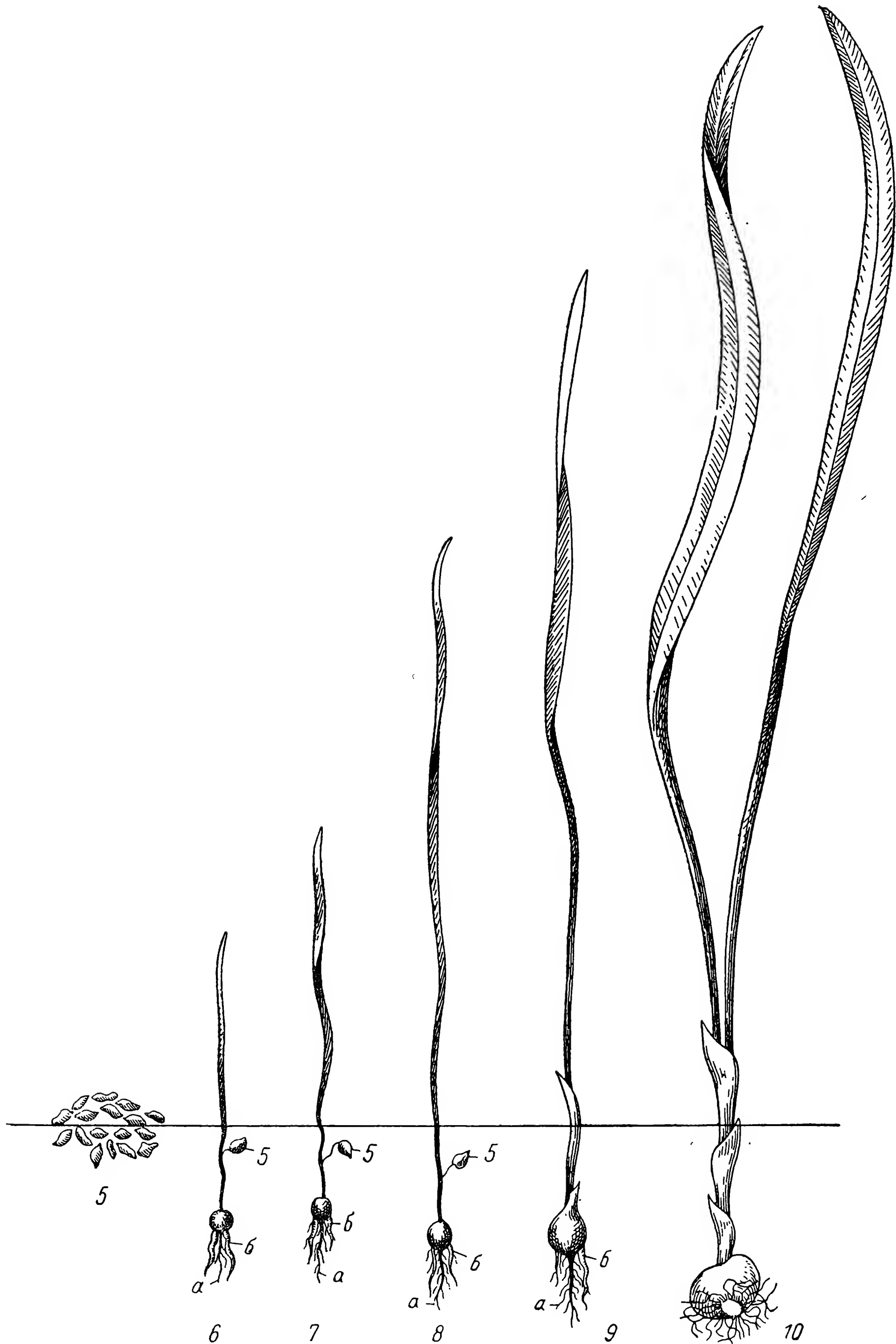


Рис. 1 *(продолжение)*.

5 — семена; *6* — прорастание семян (февраль, март, апрель), видны сохранившиеся семена (*5*) и начало образования клубнелуковицы; *а* — обыкновенные корни, *б* — втягивающиеся корни; *7*, *8* — растения на первом году жизни; *9* — растение на втором году жизни; *10* — растение на третьем году жизни.

препятствия, встречающиеся в почве: полуразложившиеся листья, остатки отмерших растений, веточки, комки почвы, гальку и т. д. Во многих случаях заметна дугообразная изогнутость основания листа. В основании семядольного влагалища и влагалищ низового и первого листьев в поверхностном горизонте почвы после возникновения первого листа формируется клубнелуковица с обыкновенными (рис. 1, *6а—8а*) и втяги-

вающими (рис. 1, *6б—8б*) корнями. В конце мая клубнелуковица достигает 2—3 см в диаметре, а лист — до 1—2 см в длину (рис. 1, *6*).

На второй и третий годы (рис. 1, *9*, *10* соответственно), с одной стороны, идет увеличение числа вегетативных органов, вместо одного появляются 2—3 листа (рис. 1, *10*), а с другой — углубление клубнелуковицы при помощи втягивающих корней. На 4—5 год растения зацветают (рис. 1, *1*).

Шафран банатский при помощи клубнелуковиц хорошо размножается. На материнской клубнелуковице появляется чаще всего только одна детка, тогда речь идет о вегетативном обновлении, если, кроме верхней детки, сбоку клубнелуковицы возникают еще одна, реже две детки, тогда речь идет о вегетативном размножении. Растения, выросшие из этих деток, зацветают позже, чем растения, возникшие из верхних деток.

В Закарпатье проходит северо-восточная граница произрастания этого вида, поэтому его охрана здесь приобретает большое значение. Нужно строго запретить срывать и выкапывать клубнелуковицы и охранять леса, где они произрастают.

C. heuffelianus (рис. 2, *1—8*) в отличие от шафрана банатского произрастает во всех растительных поясах Карпат от Закарпатской низменности до субальпийских лугов. Согласно О. В. Фомину и Е. И. Бордзиловскому (Фомін, Бордзіловський, 1950), этот вид встречается в юго-западной части Украины, редко — в Тернопольской и Хмельницкой областях и чаще — в Карпатах, на Закарпатской равнине. За пределами СССР он произрастает в Венгрии, Чехословакии, Румынии.

В основном это горный и высокогорный вид; предпочитает почвы с хорошо выраженным гумусным горизонтом. Нам встретились сплошные заросли этого вида на площади в десятки гектаров по юго-восточному склону Шаланковской горы, в равнинной дубраве у сел Олешник, Пушкиново (Виноградовский р-н). Небольшие участки этого вида шафрана встречаются во всех дубовых, дубово-грабовых и буковых лесах Вулканических Карпат, в криволесье и на субальпийских лугах. Иногда его заросли заходят в старые сады, приусадебные участки, как наблюдалось нами в с. Великий Бычков и других местах. В отличие от шафрана банатского этот вид может произрастать и на лугах разной задерненности.

Длина листьев шафрана Гейфеля 25—35, ширина — 0.7—0.9 см. По бокам средней жилки заметны две белые полоски, отсутствующие у шафрана банатского. Длина трубки околоцветника 10—35, длина коробочки — 1.3—1.9 см. Клубнелуковица такая же, как и у шафрана банатского.

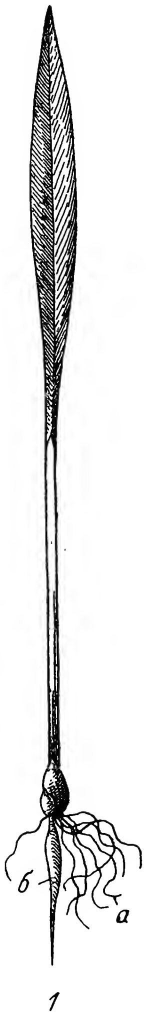
Коробочка созревает в конце мая. В ней насчитывается от 15 до 40 семян, окрашенных в красно-розовый или фиолетовый цвет разных оттенков (рис. 2, *4*). На плодородных почвах в бассейне речки Сальбы у шафрана Гейфеля часто образуется по два цветка на одной клубнелуковице, реже — по три (рис. 2, *3*).

Околоцветник по окраске фиолетовый, разных оттенков, иногда белый или с темными пятнами на верхушке (рис. 3). Растения шафрана с белыми цветками относятся к другому виду — *C. albiflorus* Kit. Это средиземноморский вид, встречающийся в Закарпатье. Характерно, что в разные годы в одних и тех же местах отмечено разное количество шафрана белоцветкового.

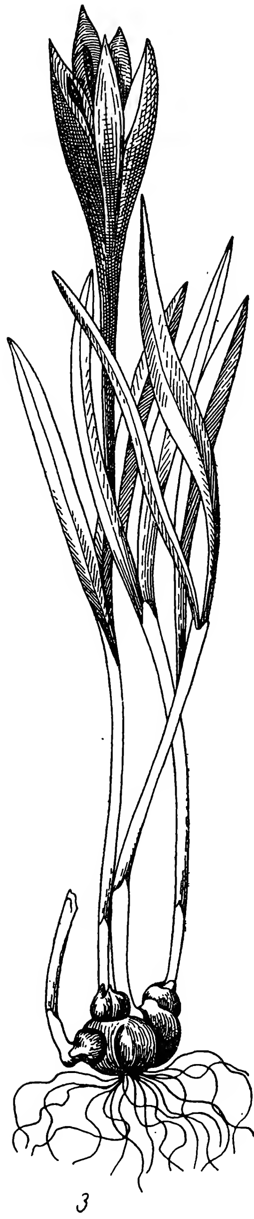
У *C. heuffelianus* внутренние три листочка околоцветника мельче наружных, они более удлиненные и светлее по окраске. Рыльца цветков оранжевые, в фазе полного цветения поднимаются выше тычинок. Начало цветения зависит от высоты над уровнем моря: на низменности и

Рис. 2. Жизненный цикл развития *Crocus heuffelianus* Herb. (рисунки оригинальные).

1 — растение на первом году жизни; *а* — обыкновенные корни, *б* — втягивающие корни; *2* — растение на втором году жизни; *3* — растения на четвертом году жизни, три дочерние клубнелуковицы — редкий случай; *4* — общий вид семян; *5—7* — проросшие семена с формированием клубнелуковиц, листьев и корней; *8* — растение в фазе плодоношения, образовавшаяся коробочка с семенами (апрель, май).

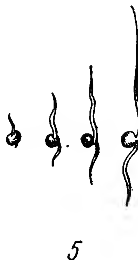

б
а
1

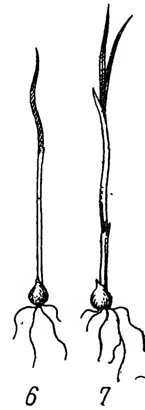

а
б
2


3


8


4


5


6


7



Рис. 3. *Crocus heuffelianus* Herb. во время цветения (конец марта—начало апреля). Фот. В. И. Комендар.

предгорьях раньше, в горах на 15—20 дней позже. Как и у шафрана банатского, плод — коробочка, он постепенно выносится из почвы на высоту 3—5 см (рис. 2, *8*), а после дозревания плодов растрескивается тремя трещинами.

Произрастает шафран Гейфеля в самых разнообразных формациях: лесных, луговых, стланцах. Наиболее частыми травянистыми растениями в местах его обитания являются *Anemone nemorosa*, *Carex sylvatica*, *Glechoma hederacea*, *Asperula odorata*.

Размножается шафран Гейфеля вегетативно и семенами. Согласно З. Т. Артюшенко (1963), клубнелуковица у него однолетняя, как и у всех подобных эфемероидов. Почки возобновления находятся на верхушке клубнелуковицы, но в редких случаях и с боков (рис. 2, *3*); как правило, боковая почка одна, иногда две и очень редко — три-четыре. В литературе мы не нашли сведений о естественном семенном размножении этого вида шафрана и других эфемероидов. На протяжении последних лет нами изучалось вегетативное и семенное размножение шафрана Гейфеля в естественных зарослях.

ТАБЛИЦА 1

Потенциальная и фактическая семенная продуктивность в различных популяциях *Crocus heuffelianus*

Место сбора	ПСП				ФСП				ПС
	M	±m	σ	Cv, %	M	±m	σ	Cv, %	
Урочища:									
Пиддил	30.2	0.6	6.1	20.2	26.2	0.7	7.2	27.0	86.7
Волосяник	29.3	0.6	5.9	19.9	26.8	0.7	6.4	24.0	91.8
Лазок	28.0	0.6	5.4	19.2	24.0	0.6	5.5	23.0	85.7

Примечание. ПСП — потенциальная семенная продуктивность, ФСП — фактическая семенная продуктивность, ПС — процент семинификации.

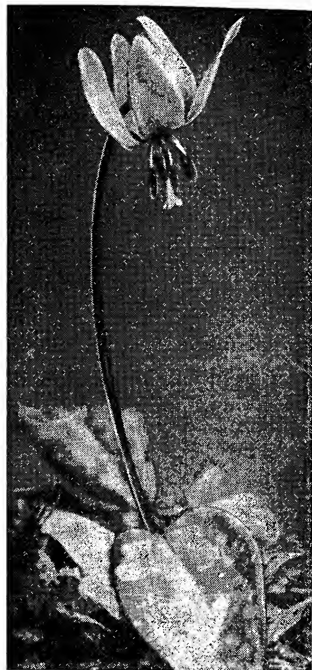


Рис. 4. Общий вид растения *Erythronium dens-canis* L. Фот. В. И. Комендар.

Прежде всего остановимся на вопросе о семенной продуктивности. Для ее определения в буковых лесах горной зоны Великоберезнянского р-на из трех разных урочищ, расположенных на южных склонах Карпат, в апреле 1979 г. было взято по 100 коробочек, в каждой подсчитано число семян. Полученные результаты обработаны вариационно-статистическим методом (табл. 1).

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что фактическая семенная продуктивность колеблется примерно в тех же пределах (от 24.0 до 26.2), что и потенциальная семенная продуктивность (от 28.0 до 30.2).

Максимальная величина ПСП в пределах района исследований установлена для урочища Пиддил (30.2±0.6). Минимальной величина ПСП оказалась в урочище Лазок (28.0±0.6).

Коэффициент вариации, указывающий на изменчивость данного признака, довольно низкий: он колеблется от 19.2 до 20.2%.

ФСП оказалась не на много ниже ПСП. Наименьшая величина фактической семенной продуктивности установлена для той же популяции, у которой наблюдалась и наименьшая величина ПСП, а наибольшая — для урочища Волосяник.

Значение коэффициента вариации значительно выше у фактической чем у потенциальной семенной продуктивности (от 23 до 27%). Вероятно, ПСП является наследственным признаком, а ФСП в большей степени зависит от внешних условий.

Процент семинификации оказался очень высоким для всех популяций. Максимальное значение его установлено для популяции, произрастающей в урочище Волосяник (91.8%). В популяциях из урочищ Пиддил и Лазок эта величина соответственно составляет 86.7 и 85.7%. Это дает основание говорить о хорошем семенном возобновлении шафрана Гейфеля в естественных условиях.

Очень интересными оказались результаты исследований соотношения вегетативного и семенного возобновления в естественных условиях. С этой целью В. И. Комендар впервые использовал метод взятия пробы почвы в естественных зарослях растения. При этом брались пробы почвы на площадках размером 1 м² и глубиной до 20—30 см (в трехкратной повторности) в зарослях шафрана Гейфеля разной густоты. Этот метод позволяет изучить не только вегетативное и семенное размножение растения, но и возрастную структуру популяций вида.

Изучение возрастной структуры и естественного возобновления шафрана Гейфеля дало следующие результаты. Выделены 4 его возрастные группы: I — ювенильная, II — прематурная, III — виргинильная, IV — генеративная. Первая возрастная группа представлена наиболее богато в урочище Пиддил. Здесь насчитано в среднем 207 особей на 1 м² (табл. 2). Минимальным в пределах района исследований число ювенильных особей оказалось в урочище Лазок (128 особей на 1 м²).

Наибольшее число двулетних, прематурных, особей обнаружено в урочище Сальба. В остальных же урочищах эта группа представлена слабо (18—19 особей на 1 м²).

III возрастная группа оказалась наиболее многочисленной также в урочище Сальба. В урочищах Пиддил, Волосяник, Лазок среднее число

ТАБЛИЦА 2

Результаты изучения возрастной структуры и естественного размножения *Crocus heuffelianus* Herb., произрастающего в различных урочищах

Урочище	№ площадки	Число особей в разных возрастных группах				Общее число растений	Число растений на 1 га	Число непроросших семян	Вегетативное обновление	Вегетативное размножение
		I	II	III	IV					
Сальба	1	436	534	336	105	1423	14230000	12	99	6
	2	44	192	108	98	456	4560000	14	94	4
	3	65	180	137	94	484	4840000	8	89	5
	Среднее число особей на площадке	182	302	192	99	788	7880000	11	94	5
Пиддил	1	178	24	44	60	306	3060000	10	49	11
	2	200	24	64	32	320	3200000	7	26	6
	3	244	6	12	24	386	3860000	15	19	5
	Среднее число особей на площадке	207	18	40	39	337	3370000	10	31	7
Волосяник	1	156	14	24	24	298	2980000	17	22	2
	2	236	20	56	32	264	2640000	6	29	3
	3	208	24	44	60	246	2460000	9	52	6
	Среднее число особей на площадке	200	19	41	38	269	2690000	10	34	4
Лазок	1	104	25	44	52	225	2250000	11	44	8
	2	160	8	52	32	182	1820000	3	28	4
	3	121	24	44	32	221	2210000	5	27	5
	Среднее число особей на площадке	128	19	47	39	209	2090000	6	33	6

Примечание. Урочище Сальба расположено в Виноградовском р-не в зоне буковых лесов.

виргинильных особей на 1 м² значительно ниже и соответственно составляет 40, 41 и 47.

Максимальное число генеративных (четырехлетних) особей (как и для предыдущих возрастных групп) установлено для урочища Сальба (99 особей на 1 м²). В остальных урочищах эта группа представлена 38—39 особями на 1 м².

Каждая из четырех изученных популяций включает все возрастные группы. На этом основании можно сделать вывод, что все 4 популяции относятся к нормальному типу (Работнов, 1950).

Общее число растений всех возрастных групп на 1 м² оказалось самым высоким в урочище Сальба (788 растений на 1 м²), самым низким — в урочище Лазок (209 растений).

Проведенные исследования показали, что вегетативное обновление шафрана Гейфеля лучше всего происходит в урочище Сальба (табл. 2). Вегетативное размножение (клубнелуковицами) значительно ниже на всех пробных участках.

Запасы шафрана Гейфеля в Карпатах сравнительно небольшие. Тем более опасны неумеренный сбор его, выкапывание клубнелуковиц поздней осенью или зимой во время оттепелей с целью ускорения процесса цветения в комнатных условиях.

Erythronium dens-canis (рис. 4) относится к неморальному элементу флоры с европейским ареалом произрастания. Встречается в основном в буковых, буково-грабовых и буково-дубовых лесах Закарпатья. О его современном ареале, биоморфологии сообщалось ранее (Комендар и др., 1976). В последние годы мы изучали размножение этого вида. Он хорошо размножается как семенами, так и вегетативно. Потенциальная семенная продуктивность (на 50 коробочек) $\bar{x}$ в среднем составляет 44.7 семян, а фактическая — 34.57. Вес тысячи семян равен 21.45 г. У растений хорошо выражена мирмекохория. Самые большие заросли вида сохранились в районе сел Лыпча, Липетская поляна, Ракош Хустского р-на. Растения

имеют очень красивые цветы, из-за чего их часто срывают и выкапывают, они хорошо растут и цветут в условиях культуры.

Leopoldia comosa — очень редкий и исчезающий в Закарпатье средиземноморский вид. Встречается в небольшом числе на Черной горе около г. Виноградова и в окрестностях Ужгорода на горе Холмец, где в последние годы сохраняется не более 20 экземпляров, а также в урочище Кайта близ с. Великая Копаня. Растения имеют крупные луковицы длиной до 5 и 3—4 см в диаметре. Луковицы покрыты многослойной сухой чешуей, у отдельных экземпляров с Черной горы насчитывалось до 10—14 сухих чешуй. Цветоносный стебель высотой 30—50, но иногда достигает 75 см. Листьев — 4—5, их длина 30—45, ширина — 1—2.4 см. Соцветие состоит из верхних, стерильных цветков, дугообразно изогнутых вверх и собранных в хохол, и нижних, плодоносящих. Плодоносящие цветки расположены на горизонтальных цветоножках. Околоцветник сросшийся, коричневого цвета. Коробочки трехгранные, от 4 до 10 мм длиной. Семена черные, по 3—9 штук в коробочке. В 50 соцветиях в среднем оказалось стерильных цветков 29.74, плодущих — 37.68.

Произрастает этот вид на открытых остепненных участках склонов Черной горы или в изреженных дубравах. Из кустарников на Черной горе встречается *Cornus mas* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Ligustrum vulgare* L., *Rosa crenatula* Chrshan. Из травянистых растений произрастают *Festuca rupicola* Heuff. (*F. sulcata* (Hack.) Nym.), *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Stachys recta* L., *Ferulago sylvatica* (Bess.) Reichenb., *Asperula glauca* (L.) Bess., *Stipa pulcherrima* C. Koch, *Seseli annuum* L. и др.

Leopoldia comosa — ценный вид для внедрения в культуру в качестве декоративного растения. В последние годы интенсивно уничтожается местным населением и приезжими для пересадки в огороды. В 1976 г., по свидетельству местного населения, на Черной горе были выкопаны сотни луковиц этого вида. Такие «рейды», часто являются основной причиной исчезновения редких видов.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1963). Луковичные и клубнелуковичные растения для открытого грунта. — Комендар В. І., М. А. Грицак, І. І. Неймет, І. В. Стойка. (1976). Про поширення та біологічні особливості *Erythronium dens-canis* L. у Закарпатті. Укр. бот. журн., 43, 2. — Комендар В. И., З. А. Пердук, Н. С. Машанова. (1977). Распространение и эколого-биологические особенности *Narcissus angustifolius* Curt. в Закарпатье. Растит. ресурсы, 13, 4. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, 3, 6. — Фодор С. С. (1974). Флора Закарпаття. — Фомін О. В., С. І. Бордзіловський. (1950). Родина XXIX Півникові. Флора УРСР, т. III. — Чопик В. И. (1978). Редкие и исчезающие растения Украины. — Jávorka S. (1925). Magyar flora. Budapest.

Ужгородский государственный университет. Получено 18 IX 1978.

УДК 581.527.7 (47)

Ю. Д. Гусев

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ РАЗНЫХ ОБЛАСТЕЙ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

YU. D. GUSEV. NEW DATA ON THE ADVENTIVE FLORA IN DIFFERENT TAIGA ZONE REGIONS OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

Сообщается о нахождении в разных местах таежной зоны европейской части СССР 31 вида и 2 гибридов адвентивных растений, новых или считавшихся очень редкими в отдельных указанных областях и республиках.

В последнее время в ходе продолжавшегося обследования адвентивной флоры таежной зоны европейской части СССР и определения гербария, собранного мною в разные годы, выявлены находки следующих видов и гибридов, новых или считавшихся очень редкими для той или иной области. Гербарные образцы моих сборов хранятся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

Abutilon theophrasti Medik. В Карельской АССР одно вегетирующее растение собрано 7 VIII 1970 на ст. Ладва-Ветка, на краю ж.-д. полотна. Ближайшие единичные находки известны в Ленинградской обл. (Гусев, 1968) и южной Финляндии (Hiitonen, 1933). Изредка заносимый южноазиатский однолетник, неспособный натурализоваться в таежной зоне.

Alcea rosea L. В Брянской обл. несколько цветущих растений этого, вероятно, балканского вида найдено 24 VII 1976 севернее г. Брянска, между деревнями Антоновкой, Дубовкой и Новым Светом на зарастающей свалке. Во «Флорах» и «Определителях» шток-роза обычно указывается лишь как культивируемое декоративное растение и очень редко — как дичающее.

Alchemilla glaucescens Wallr. В Мурманской обл. маленькая группа цветущих растений впервые найдена 30 VII 1970 в 1—1.5 км севернее ст. Апатиты, на западном склоне ж.-д. насыпи. Определил В. Н. Тихомиров. Среднеевропейский вид, северная граница распространения которого проходит по югу Карелии (Раменская, 1960), югу Архангельской обл. (Тихомиров, 1976) и Финляндии (Hiitonen, 1933).

Amaranthus albus L. В Смоленской обл. несколько цветущих экземпляров собрано 1 VIII 1971 на ст. Духовская, на ж.-д. путях. В период с 1917 по 1975 г. этот североамериканский вид был найден во всех областях, соседних со Смоленской.

Amaranthus blitoides S. Wats. Цветущее растение собрано 24 VII 1971 на ст. Брянск, на ж.-д. путях. В 1975 г. появилось сообщение П. З. Босека о находке этого североамериканского вида на огородном участке Кокинского совхоза-техникума. О нахождении *A. blitoides* в соседних Орловской, Курской и Могилевской областях уже сообщалось (Маевский, 1964; Гусев, 1976а).

Artemisia dracunculus L. В Ленинградской обл. этот недавно появившийся здесь евразиатский степной вид (Гусев, 1973) продолжает распространяться. Одиночные растения и небольшие заросли были найдены в августе 1977 г. в нескольких местах между станциями Обухово и Рыбацкое, на южном склоне насыпи. 14 X 1978 я насчитал здесь более десятка куртин. Высота плодоносящих растений достигала 1—1.85 м. Вероятно, здесь иногда имеет место самосев. 12 VII 1978 небольшая заросль этого вида в фазе бутонизации была найдена в 1.5 км севернее ст. Горелово, в верхней части восточного склона насыпи. Ближайшие находки известны в Эстонии и Псковской обл. (Гусев, 1978).

Artemisia verlotiorum Lamotte. В Ленинграде на ст. Сортировочная-Московская, в понижении между высокими ж.-д. насыпями, 10 X 1978 была обнаружена заросль не знакомой мне полыни, многие растения которой были с бутонами. 14 и 26 октября того же года я посетил это место снова, последний раз с Н. Н. Цвелевым, который позже и определил эту китайскую полынь. Сплошная заросль неправильной треугольной формы вытянулась приблизительно на 17 м вдоль мокрой канавы и имела наибольшую ширину около 12 м. Высота цветущих по краям канавы растений достигала 1.5—1.75 м. За пределами бесспорно многолетней заросли, образованной, по-видимому, корневыми отпрысками, не было найдено ни одного растения этого вида. Очевидно, семенное размножение здесь отсутствовало из-за слишком позднего цветения. Ближайшая и, кажется, единственная в европейской части СССР известная находка *A. verlotiorum* отмечена в Латвии в 1955 г. (Rasinš, 1960).

Atriplex triangularis Willd. × *A. laevis* C. A. Mey. В Пермской обл. единственный отцветший экземпляр собран 2 IX 1975 у ст. Пермь II, на пустыре под ж.-д. насыпью в ранее указанной заросли *A. laevis* (Гусев,

1976б) рядом с одиночным растением *A. triangularis* Willd. (*A. hastata* auct. non L.).

Bidens frondosa L. (*B. melanocarpa* Wieg.). В Калининградской обл. на Куршской косе, в 1—3 км северо-восточнее Зеленоградска, на опушке леса в канаве вдоль шоссе 5 IX 1972 мною найдено много цветущих и плодоносящих растений вполне натурализовавшейся здесь череды олиственной. Североамериканский вид, впервые в европейской части СССР найденный в 1955 г. в Бресте (Корнась, 1960). Ближайшее местонахождение вида находится в северной Польше, откуда он, вероятно, и проник к нам. В последнее время *B. frondosa* появилась в лесостепной части Украины (Протопопова, 1973) и в Закарпатской обл. (Хртек, Шоуркова, 1977). Можно ожидать дальнейшего продвижения этого вида на восток.

Centaurea jacea L. В Коми АССР несколько цветущих растений найдено 30 VII 1974 на ст. Инта, на краю ж.-д. полотна у канавы и 4 VIII 1974 — в двух местах в 1—2 км юго-западнее ст. Микунь на ж.-д. насыпи. Во «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1977, т. IV) этот европейский луговой вид указан только на крайнем юге республики, в Летском р-не (Токаревских, 1977).

Chenopodium strictum Roth. В Калининской обл. одно плодоносящее растение найдено 7 IX 1969 на ст. Бологое, на ж.-д. полотне. 28 VIII 1971 цветущие экземпляры были собраны на железной дороге на ст. Лихославль, а 29 VIII — на ст. Калинин. В июле 1977 г. несколько цветущих растений найдено на станциях Редкино и Завидово В. Г. Малышевой (1979). Средиземноморско-азиатский степной и рудеральный вид, заносимый в последнее время по железным дорогам в таежную зону, но мало здесь устойчивый.

Diplotaxis tenuifolia (L.) DC. На юге Брянской обл. (южнее таежной зоны), в 1—2 км севернее ст. Суземка, на верхней поверхности ж.-д. насыпи 25 VII 1971 найдены растения с цветками и незрелыми плодами. В сентябре 1975 г. растение этого средиземноморского вида было обнаружено московскими ботаниками южнее Комаричей (Алексеев, Макаров, 1977).

Elaeagnus commutata Bernh. ex Rydb. (*E. argentea* Pursh). В Ленинграде на пустыре, близ ж.-д. станции Броневая, весной 1978 г. обнаружен одинокий небольшой куст серебристого лоха. Североамериканский вид, нередко культивируемый в Ленинграде и области (например, в Сестрорецке у подножья поросшей сосной дюны). Одичавшие растения находили и в других областях, в частности в Калининской (Гоби, 1876) и Псковской (мое наблюдение 1969 г.).

Elymus trachycaulus (Link) Gould. et Shinners. В Москве на ст. Покровское-Стрешнево, на верхнем краю ж.-д. насыпи мною 6 IX 1971 найдены плодоносящие растения этого североамериканского вида. Определил Н. Н. Цвелев. В 1974 г. этот вид был обнаружен московскими ботаниками в Люберецком р-не, а позже — также на ст. Голутвин (Октябрева и др., 1978). В областях, соседних с Московской, он пока неизвестен.

В Ленинграде небольшая группа начинающих цвести растений *E. trachycaulus* найдена 24 VI 1978 на ж.-д. путях ст. Депо-Балтийское. Определил Н. Н. Цвелев. В 1975 г. этот вид собирался в Новой Деревне и у ст. Сортировочная (Цвелев, 1977). Ближайшие находки известны под названием *Agropyrum tenerum* Vasey в Карелии в Медвежьегорске (Kytöniemi, 1945) и южной Финляндии (Hiitonen, 1933), а также под названием *Agropyron pauciflorum* (Schwein.) Hitchc. — в Эстонии («Eesti taimede määraja», 1966).

Epilobium rubescens Rydb. В Ленинградской обл. небольшие группы растений встречены в ряде мест: 22 VII 1967 в Пушкине на обочине шоссе, с цветками и плодами; 24 IX 1967 в Приморске на ж.-д. полотне станции, со зрелыми плодами; в июле 1978 г. в Ленинграде между станциями Фарфоровская и Навалочная на низкой ж.-д. насыпи и у канавы, с незрелыми плодами и цветками и 16 VIII 1978 — между станциями Ульянка и Броневая, на ж.-д. путях, со зрелыми плодами. Все собранные мною растения

определены А. К. Скворцовым. Прежде этот вид был найден финскими ботаниками в четырех пунктах в районе Зеленогорска (Fagerström, 1939—1940). Ближайшие находки североамериканского *E. rubescens* сделаны в Карелии (Раменская, 1960), Эстонии (Talts, 1959), где он известен с 1925 г., и в южной Финляндии (Hiitonen, 1933).

Eragrostis minor Host (*E. poaeoides* Beauv.). В Смоленской обл. много плодоносящих растений обнаружено 1 VIII 1971 на ст. Духовская и 8 VIII 1975 в г. Рудня, на ж.-д. путях.

В Брянской обл. цветущие растения найдены 25 VII 1971 в 1—2 км севернее ст. Суземка (южнее таежной зоны), на верхней поверхности ж.-д. насыпи. П. З. Босек (1975) сообщил о находке этого вида в Красногорском р-не. Невдалеке, в бывшем Стародубском уезде, *E. minor* была указана Роговичем (1855) еще в середине прошлого века.

Eryngium planum L. В Латвии в 2—3 км восточнее ст. Даугавпилс, на ж.-д. полотне 23 VII 1976 найден цветущий экземпляр этого вида. Прежде он собирался только в Риге (Mühlenbach, 1932; Pētersone, 1957; Шулц, 1976). В соседней Псковской обл. («Конспект флоры. . .», 1970), Эстонии (Talts, 1969) и Литве (Jankevičienė, 1976) *E. planum* встречается редко.

Galinsoga ciliata (Rafin.) Blake (*G. quadriradiata* auct. non Ruiz et Pavon). В Смоленске на газоне 1 VIII 1971 отмечено много цветущих и плодоносящих растений, росших как сорняки. Ближайшие сборы этого американского вида известны с 1962 г. из Московской (Гербарий MW; «Определитель растений Московской области», 1966) и с 1977 г. из Калининской (Малышева, 1979) областей.

Juncus tenuis Willd. (*J. macer* S. F. Gray). В Новгородской обл. большое число растений с цветками и незрелыми плодами найдено 1 VII 1978 близ. ж.-д. станции Малая Вишера, на сыром месте у края дороги и в поселке Мстинский Мост в нескольких местах на улице. Ситник здесь вполне натурализовался и встречается на задернованных лужайках. Североамериканский вид, продолжающий интенсивно распространяться в соседних Ленинградской и Псковской областях. В Ленинградской обл., в частности, найден мною в 1977 г. близ границы Новгородской обл., на краю дороги у дер. Горки, приблизительно в 5 км северо-восточнее ст. Трубниково. В 1975 г. этот вид собран в Калининской обл. у пристани Коровино (Гербарий LE).

В Латвии несколько цветущих дернин *J. tenuis* найдено 23 VII 1976 мною в 3—3.5 км восточнее ст. Даугавпилс, на тропе вдоль опушки соснового леса. В республике этот вид известен с 1950 г. сначала в Огресгалсе, затем в Зиемупе (Pētersone, 1953) и Скривери (Гербарий LE). В Эстонии он известен только с 1964 г. (Эйхвальд, 1973) в Миссо.

Limonium meyeri (Boiss.) O. Kuntze. На окраине Ленинграда, между станциями Обухово и Рыбацкая, в верхней части южного склона ж.-д. насыпи 6 VIII 1977 найдено несколько растений, еще не цветущих, но уже с крупными сильно разветвленными соцветиями. Солончаковый вид родом с Кавказа и Средней Азии. В европейской части СССР встречается на юге на морском побережье, но севернее не заносится.

Melilotus wolgicus Poir. В Латвии в 1.5—2.5 км восточнее ст. Даугавпилс, на гравии ж.-д. пути 23 VII 1976 найдена группа цветущих растений. Прежде этот восточноевропейский степной вид отмечался только в Риге (Шулц, 1976, 1977); во «Флоре» Латвии он не указан. Ближайшие находки в Пскове (Гусев, 1971) и Эстонии (Гербарий TU; «Eesti taimede määraja», 1966).

Oenothera rubricaulis Kleb. В Ленинградской обл. несколько зацветших экземпляров найдено 7 VII 1968 близ ст. Паша, на насыпи близ ж.-д. переезда. В 1968—1978 гг. цветущие и плодоносящие растения наблюдались на ж.-д. насыпи севернее ст. Детское Село. 26 IX 1971 экземпляр со зрелыми плодами собран на ж.-д. полотне близ ст. Краснофлотск. Много растений с плодами и последними цветками найдено 18 IX 1976 на ст. Оредеж. Во «Флоре Ленинградской области» этот вид не указан, так как его не различали от *O. biennis* L. Впервые для нашей страны его определил

в разных гербариях в 1968—1970 гг. польский ботаник К. Ростаньский (Rostański, 1975). В прошлом в Ленинградской обл. *O. rubricaulis* был найден в 1921 г. в Ямбургском уезде у дер. Ольхово, а в 1959 г. — южнее г. Луги у пос. Ропти (Гербарий LE). Это, вероятно, североамериканский вид, продолжающий расселяться вдоль дорог также и в соседних Псковской и Новгородской областях.

Polygonum patulum Bieb. В Ленинградской обл. в Кингисеппе единственный экземпляр высотой 65 см, с цветками и незрелыми плодами найден 7 IX 1965 на ж.-д. полотне у товарной станции. Определил в 1979 г. Н. Н. Цвелев. Ближайшие находки этого евразиатского степного вида зарегистрированы в Псковской обл. в 1921 г. (Цвелев, 1979) и южной Финляндии (Hiitonen, 1933).

Rapistrum rugosum (L.) All. В Ленинградской обл. одиночные цветущие растения обнаружены в ряде мест: 23 IX 1976 на ст. Любань, 13 VII 1978 у платформы Пост 16-й км (по Витебской ж.-д. ветке), 10 X 1978 на ст. Сортировочная-Московская в Ленинграде, 14 X 1978 между станциями Рыбацкая и Обухово — везде на ж.-д. путях или возле них. Этот евразиатский степной вид стали находить в области лишь в самое последнее время — в 1974—1976 гг. (Цвелев, 1976, 1977). Отсутствие зрелых плодов осенью и произрастание растений только одиночно или по 2—3 в каждом местонахождении позволяют предполагать, что *R. rugosum* здесь не натурализуется.

Rumex stenophyllus Ledeb. В Ленинграде много плодоносящих растений найдено 2 X 1976 и в последующие годы на ст. Сортировочная-Московская на ж.-д. путях. Значительное число цветущих растений наблюдалось 8 VII 1978 на станциях Фарфоровская и Навалочная, а также вдоль ж.-д. путей на перегоне между ними. Несколько плодоносящих растений встречено 13 VII 1978 в Ленинграде по Балтийской ж.-д. ветке, на пустыре у ст. Броневая. Впервые в области в 1975 г. растения этого вида обнаружил Н. Н. Цвелев (1977) у ст. Обухово. Ближайшие находки *R. stenophyllus* известны в ЭССР (Kuusk, 1971) и Финляндии (Hiitonen, 1933). Пустынно-степной вид, способный распространяться шире по засоленным участкам ж.-д. полотна.

Salsola ruthenica Iljin. В Кировской обл. большие группы растений найдены 26 VIII 1975 в г. Нововятске, на склоне ж.-д. насыпи. В «Определителе растений Кировской области» (1975) этот евразиатский степной вид не указан, но, вероятно, заносится в область не очень редко.

Senecio viscosus L. В Смоленской обл. многочисленные цветущие растения были найдены на ж.-д. полотне 29 VII 1971 в 0.5—1.5 км юго-восточнее ст. Рославль и 1 VIII 1971 на ст. Духовская. Ранее растения этого западноевропейского вида были найдены А. К. Скворцовым (1961) у ст. Вязьма-Киевская. Быстро расселяющийся однолетник, еще совсем недавно считавшийся в средней России очень редким растением (Маевский, 1964).

Symphoricarpos orbiculatus Moench. В Калининграде один куст с цветками и незрелыми плодами наблюдался 6 IX 1972 внутри развалин собора, куда семя, наверно, было занесено птицей. Североамериканский кустарник, нередко культивируемый на юге, но как дичающее растение не отмечавшийся.

Tragopogon dubius Scop. (*T. major* Jacq.). В ЛатвССР один экземпляр с цветками и плодами собран 24 VII 1976 в 1.5—2.5 км севернее ст. Даугавпилс, на ж.-д. насыпи. В Латвийской «Флоре» этот средиземноморско-степной вид не указан, а во «Флоре СССР» (т. XXIX, 1964) он не указан и для всей советской Прибалтики.

Xanthium riparium Itz. et Hertzsch. Один плодоносящий экземпляр найден 7 IV 1972 в Калининградской обл. в г. Зеленоградске на берегу Балтийского моря, под береговым обрывом. Ближайшие находки — в Латвии, где этот вид известен с конца прошлого века (Pētersone, 1959), в Витебской обл. (Гусев, 1976а) и Польше (Szafer et al., 1976).

В Московской обл. небольшие группы растений *X. riparium* с цветками и плодами найдены мною на железных дорогах в трех пунктах: 2 IX 1971

на ст. Дмитров, 1 IX 1974 на ст. Орехово-Зуево (определила В. В. Протопопова) и на ст. Крутое. Раньше этот южноевропейский приречный вид указывался по берегам рек Москвы и Оки («Определитель растений Московской области», 1966). 1 IX 1974 растения с плодами и цветками найдены мною во Владимирской обл. на ж.-д. путях ст. Петушки.

В Брянске несколько растений с цветками и незрелыми плодами найдены 23 VII 1971 на краю ж.-д. полотна и на путях. В сентябре 1975 г. в Брянске и окрестностях в пойме Десны и Снежети этот вид нашли московские ботаники (Алексеев, Макаров, 1977).

Xanthium riparium Itz. et Hertzcsh. × *X. strumarium* L. В Калининградской обл. один экземпляр с цветками и плодами собран 10 IX 1972 на ст. Нестеров, на ж.-д. путях; одно растение этого гибрида в фазе конца цветения найдено на ст. Псков I 31 VIII 1969, на ж.-д. полотне. Оба гербарных образца определила В. В. Протопопова.

Xanthium strumarium L. В Псковской обл. вегетирующее растение собрано 2 IX 1969 на ст. Дно, на ж.-д. путях. Прежде в области этот вид был указан лишь в Великих Луках в 1900 г. (Гербарий LE; «Конспект флоры Псковской области», 1970). Встречается во всех соседних областях.

Xeranthemum annuum L. В Брянской обл. несколько цветущих растений этого европейского южностепного вида найдено 25 VII 1971 в 1.5—3 км севернее ст. Суземка (южнее таежной зоны), на западном склоне ж.-д. насыпи. В этой области и соседних областях *X. annuum* ранее не указывался.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е., В. В. Макаров. (1977). К адвентивной флоре Брянской области. Бюлл. МОИП, отд. биол., 82, 2. — Босек П. З. (1975). Растения Брянской области. — Гоби Х. Я. (1876). О влиянии Валдайской возвышенности на географическое распространение растений в связи с очерком флоры западной части Новгородской губернии. — Гусев Ю. Д. (1968). Новые и редкие адвентивные растения ленинградской и карельской флоры. Бот. ж., 53, 2. — Гусев Ю. Д. (1971). Расселение растений по железным дорогам Северо-Запада европейской России. Бот. ж., 56, 3. — Гусев Ю. Д. (1973). Дополнения к адвентивной флоре северо-западных областей Европейской России. Бот. ж., 58, 6. — Гусев Ю. Д. (1976а). Адвентивные растения, новые для Витебской и Могилевской областей. Бот. ж., 61, 3. — Гусев Ю. Д. (1976б). Проникновение новых адвентивных растений в Кировскую и Пермскую области. Бот. ж., 61, 4. — Гусев Ю. Д. (1978). Новые данные по адвентивной флоре Ленинградской и соседних областей. Бот. ж., 63, 4. — Конспект флоры Псковской области. (1970). — Корнась Я. (1960). О находке *Bidens melanocarpus* Wiegand в Бресте. Бот. мат. герб. БИН АН СССР, 20. — (Кууск В.) Kuusk V. (1971). *Polygonaceae*. Eesti NSV Floora, VIII. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. — Малышева В. Г. (1979). Новые данные по адвентивной флоре Калининской области. Бот. ж., 64, 3. — Октябрева Н. Б., В. Н. Тихомиров, А. В. Чичев. (1978). Новые материалы к характеристике адвентивной флоры Московской области. Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 12. — Определитель растений Кировской области. (1975). Ч. 1. — Определитель растений Московской области. (1966). — (Петерсоне) Pētersone A. (1953). *Juncaceae*. Latvijas PSR Flora, I. — (Петерсоне А.) Pētersone A. (1957). *Umbelliferae*. Latvijas PSR. Flora, III. — (Петерсоне А.) Pētersone A. (1959). *Compositae*, Latvijas PSR Flora, IV. — Протопопова В. В. (1973). Адвентивнi рослины лiсостепу i степу Украiни. Киiв. — Раменская М. Л. (1960). Определитель высших растений Карелии. — (Расиньш А. П.) Rasinš A. P. (1960). Kritiskas piezīmes par Latvijas PSR augstāko augu floras jauniem um maz pazistamiem taksonīem. Latvijas PSR vegetācija, III. Rigā. — Рогович А. С. (1855). Обозрение сосудистых и полусосудистых растений, входящих в состав флоры губерний Киевской, Черниговской и Полтавской. Естественная история губерний Киевского учебного округа. Ботаника. — Скворцов А. К. (1961). Некоторые новые данные о флоре Смоленской и Калужской областей. Бот. мат. герб. БИН АН СССР, 21. — (Тальтс С.) Talts S. (1959). *Onagraceae*. Eesti NSV Floora, III. — (Тальтс С.) Talts S. (1969). *Umbelliferae*. Eesti NSV Floora, IV. — Тихомиров В. Н. (1976). *Alchemilla* L. Флора сев.-вост. европ. части СССР, III. — Токаревских С. А. (1977). *Compositae*. Флора сев.-вост. европ. части СССР, IV. — Хртек И., М. Шоуркова. (1977). Дополнения к флоре западных областей Украинской ССР. Бот. ж., 62, 1. — Цвелев Н. Н. (1976). Флористические новинки в Ленинградской области. Нов. сист. высш. раст. 13. — Цвелев Н. Н. (1977). О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области. Нов. сист. высш. раст., 14. — Цвелев Н. Н. (1979). О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части

СССР. Нов. сист. высш. раст., 15. — Шулц А. А. (1976). Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги. Бот. ж., 61, 10. — Шулц А. А. (1977). Адвентивная флора города Риги. Бот. ж., 62, 10. — Эйхвальд К. (1973). Нахождение ситника тонкого в Эстонской ССР. Floristilised märkmed, I, 5. — (Янкявичене Р.) Jankevičienė R. (1976). *Umbelliferae*. Lietuvos TSR Flora, V. — Eesti taimede määraja. (1966). Tallin. — Fagerström L. (1939—1940). Ett bidrag rill kännedomen on vegetation och flora i Terijoki socken på Karelska näset. Memoranda Soc. pro Fauna et Flora Fenn., 15. — Hiitonen I. (1933). Suomen kasvio. Helsinki. — Kytöniemi A. (1945). Kasvitietoja Karhumäestä (Äk.). Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 20. — Mühlenbach V. (1932). Die Adventivflora des Rigaer Eisenbahnknotens. Acta Horti Bot. Univ. Latviensis, VII, 1/3. Rigā. — Rostański K. (1975). Rozmieszczenie gatunków rodzaju *Oenothera* L. z podrodzaju *Oenothera* w ZSRR. Acta Bid. I, Katowice. Prace Nauk. Uniw. Slaskiego, 90. — Szafer Wł., St. Kulczyński, B. Pawłowski. (1976). Rośliny Polskie, 4 wydanie. Warszawa.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 VI 1979.

УДК 581.9 (633.527.2)

Ю. И. Самойлов

ВЛИЯНИЕ ФИТОГЕННОГО ПОЛЯ *FESTUCA OVINA* L. (*POACEAE*) НА ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА ПОСЛЕ ПОЖАРА

YU. I. SAMOILOV. EFFECT OF PHYTOGENIC FIELD OF *FESTUCA OVINA* L. (*POACEAE*) ON THE REPARATION OF LICHEN COVER AFTER FIRE

Рассматриваются особенности мохово-лишайникового покрова горелой вырубки вокруг дерновин *Festuca ovina* L. (в ее фитогенном поле). Различными методами (сравнение частот встречи элементов покрова на расстоянии 5—15 см от центров дерновин овсяницы и между дерновинами; расчет η^2 и коэффициента ассоциированности Ю. А. Злобина) показано, что максимальное влияние овсяницы на живой покров сказывается на расстоянии до 5—7 см от края основания дерновин (т. е. не далее 10—12 см от их центров). При более благоприятных условиях для развития лишайников в фитогенном поле овсяницы возрастают темпы пирогенной сукцессии. Анализ температурного режима позволил связать обнаруженные закономерности восстановления покрова с микроклиматом. Это косвенно подтверждено и различиями в высоте, морфологии и возрасте кустистых лишайников, растущих в проекции особей овсяницы и в отдалении от них.

Термин «фитогенное поле» предложил А. А. Уранов в 1965 г. Под фитогенным полем автор понимал «часть пространства, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения» (Уранов, 1965, с. 251). Этот термин оказался более удачным, чем «эдасфера» Б. А. Быкова (1970), и закрепился в литературе, но работы, характеризующие конкретные фитогенные поля, до сих пор немногочисленны. Причина этого кроется в том, что в сформированной растительности, где взаимовлияния непрерывны, вычленение зон влияния особей отдельных видов представляет трудную, а зачастую неразрешимую задачу. Косвенную характеристику фитогенных полей дает изучение взаимной сопряженности видов на мелких площадках. Попытки же непосредственного анализа, как, например, предпринятое А. А. Урановым и Н. Ф. Михайловой (1974) и Н. Ф. Михайловой (1977) исследование фитогенных полей ковыля перистого и овсяницы Беккера, не вполне удались из-за наложения влияний соседних особей.

Для такого исследования наиболее удобны объекты, где какой-либо вид с легко дифференцируемыми особями располагается разреженно на фоне растительности, сложенной видами иных жизненных форм. Это могут быть отдельно или редко стоящие деревья среди травянистой растительности (луговой, степной и т. п.). Известно немало работ, описывающих

влияние таких деревьев на живой покров. В одних прямо ставится задача исследовать фитогенное поле деревьев (Демьянов, 1978), авторы других этот термин не применяют, хотя по существу дают характеристику фитогенных полей (описание отличий растительного покрова вокруг дерева от фонового, градиент напряженности поля) и анализируют факторы, изменяющиеся под влиянием «действующего вида» и вызывающие изменение окружающей растительности. Благодаря мощному воздействию дерева на многие экологические факторы (свет, микроклимат, химизм и режим влажности почвы) и конкуренции с травами его фитогенное поле выявляется достаточно четко.

Влиянию деревьев на травы в какой-то степени аналогично воздействие трав или кустарничков на мохово-лишайниковый покров. Именно такой случай рассматривается в данной работе.

Объектом изучения — «действующим видом», — была выбрана овсяница овечья *Festuca ovina* L. Характерная особенность данного злака — способность быстро разрастаться на вырубках и гарях в сочетании с большой длительностью жизни (несколько десятков лет) — делает овсяницу весьма подходящей для обнаружения эффекта влияния на мохово-лишайниковый покров. Этому способствуют также дерновинная форма роста овсяницы овечьей и достаточная разреженность ее особей, позволяющая предположить, что их фитогенные поля не накладываются.

Материал собирался в сосняке лишайниковом на древних дюнах Ладожского озера (Олонецкий р-н Карельской АССР), где с 1975 г. проводит исследования лаборатория геоботаники Биологического научно-исследовательского института Ленинградского государственного университета. Были выбраны два участка размером 4.5×11.0 м (50 м^2) и 4.5×6.5 м (30 м^2), около 20 лет назад пройденные низовым пожаром. Вырубка древостоя на участках и вокруг них в радиусе более 50 м и южная экспозиция склонов, на которых они находятся, обусловили перегрев и иссушение почвы, а как следствие — замедленное восстановление напочвенного покрова. Значительная часть площади (более 30%) покрыта старым опадом (хвоя, веточки, обугленные сучья, кора); проективное покрытие политриховых мхов (*Polytrichum piliferum*, реже *P. juniperinum*) составляет 10—14%, бокальчатых кладоний (преимущественно *Cladonia gracilis* с примесью *C. cornuta*, *C. coccifera*, *C. deformis*, *C. pyxidata* и др.) — 15—20% на участке 1 и 20—27% на участке 2. Из кустистых лишайников присутствует только *Cladonia sylvatica*, мелкие дернинки которой покрывают в среднем около 20% площади.

Овсяница овечья на участке 1 представлена особями всех возрастных групп — от ювенильных до субсенильных. Однако доля ювенильных и имматурных особей очень мала, так как проростки часто появляются в дернинках *Cladonia sylvatica* из зависших семян и быстро погибают. Процент виргинильных и молодых генеративных довольно высок (20 и 29%), но и эти группы состоят из особей с низкой жизненностью; молодых по календарному возрасту среди них не более половины, а треть генеративных приближается по состоянию к субсенильным. Самые крупные особи — средневозрастные g_2 и старые генеративные g_3, и субсенильные с полным циклом развития ss — составляют в общей сложности 40% численности ценопопуляции на участке 1. В пределах участка (50 м^2) их учтено 90 (27 особей g_2, 54 — g_3 и 9 — ss). Кроме того, 10% всей популяции приходится на субсенильные особи с неполным циклом.

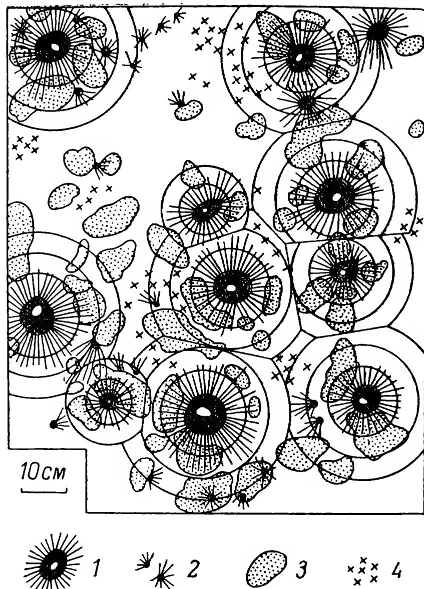
На участке 2 возрастной спектр овсяницы не изучался. Крупных особей зарегистрировано 60 (на площади 30 м^2), из них 26 отнесено к средневозрастным генеративным, 34 — к старым генеративным.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

На дерновину овсяницы накладывалась проволочная кольцевая рамка диаметром 30 см, пересеченная двумя взаимно перпендикулярными спицами, проходящими через центр окружности. На каждой спице были сде-

Рис. 1. План напочвенного покрова с выделенными зонами фитогенного поля *Festuca ovina*.

1 — крупные дерновины овсяницы овечьей (заливкой обозначено основание дерновин, светлым пятном — центр дерновин); *2* — мелкие особи овсяницы; *3* — дернинки *Cladonia sylvatica*; *4* — пятна с обилием *Polytrichum*.



ланы засечки на расстояниях 5.0, 7.5, 10.0, 12.5 и 15.0 см от центра (последняя — на пересечении спицы с кольцом). Всего получилось 20 точек, в которых учитывался напочвенный покров. Центр кольца совмещался с центром роста дерновины, одна из спиц всегда располагалась в направлении север—юг. Отмечались следующие элементы покрова: 1) *Festuca ovina* (основание дерновины или прижатые к земле побеги); 2) *Cladonia sylvatica*; 3) бокальчатые кладонии (без разделения на виды); 4) *Polytrichum* sp. sp. 5) незаросший опад (хвоя, мелкие веточки, кора); 7) песчаные муравейники; 8) пятна голого песка. Если какой-либо элемент попадал в зону проекции побегов овсяницы, то использовалось дробное обозначение (*F./Cl.*, *F./Pol.* и т. д.). Таким способом на каждом участке был охарактеризован напочвенный покров вокруг всех крупных дерновин овсяницы овечьей, влияние которых на растительность благодаря их размерам и длительности воздействия ожидалось максимальным. Эти дерновины имели средний диаметр основания 10—12, а диаметр проекции — 20—25 см, т. е. несколько меньший, чем диаметр рамки.

Затем по аналогичной методике производилось описание покрова вокруг точек, располагающихся через случайные интервалы от 20 до 199 см по трансектам, расстояния между которыми тоже были случайными. Таких точек на первом участке разместилось 100, на втором — 80, что сравнимо с количеством крупных дерновин овсяницы (соответственно 90 и 60).

В процессе предварительных наблюдений на участках создалось впечатление, что дернинки *Cladonia sylvatica* концентрируется около дерновин овсяницы. Мы попытались проверить это, воспользовавшись крупномасштабным планом, выполненным на участке 1 (рис. 1). Вокруг крупных дерновин овсяницы были выделены по 3 концентрические кольцевые зоны с шириной колец 5 см, а вокруг средних дерновин — по 2 такие же зоны. При наложении зон соседних особей овсяницы посередине проводилась граница (рис. 1). Затем вычислялись площади всех зон (без отсеченных сегментов) и по плану определялось проективное покрытие *Cladonia sylvatica* в каждой зоне и вне зон, т. е. на удалении более 15 см от краев основания дерновин овсяницы. Среднее проективное покрытие *Cladonia sylvatica* в первой, ближайшей к овсянице зоне оказалось равным 22.57 ± 2.89, во второй — 29.77 ± 2.81, в третьей — $17.07 \pm 3.19\%$, в то время как вне зон— 13.12%. Разница в покрытии лишайником первой и второй зон недостоверна ($t_d = 1.79 < t_{.05}$), но третья зона существенно отличается от второй ($t_d = 2.99$). Эти результаты еще недостаточны для окончательного заключения, но позволяют предположить, что один из эффектов влияния овсяницы на мохово-лишайниковый покров состоит в усилении разрастания кустистых лишайников.

Более точное представление об изменениях напочвенного покрова в фитогенном поле овсяницы овечьей дает анализ соотношения частот встречи разных элементов покрова в точках, находящихся на разном удалении от дерновины. Чем больше проективное покрытие элемента, тем

ТАБЛИЦА 1

Распределение частот встречи основных элементов мозаики напочвенного покрова по зонам вокруг дерновин овсяницы овечьей

Элементы мозаики	Расстояние от края дерновин овсяницы, см				
	l_{min}	+2.5	+5.0	+7.5	+10.0
Участок 1					
Cladonia sylvatica	154/0.425	119/0.346	78/0.250	51/0.241	21/0.221
Бокальчатые *Cladoniae*	106/0.293	98/0.287	94/0.301	62/0.292	35/0.368
Polytrichum piliferum	21/0.058	24/0.070	27/0.087	18/0.085	5/0.053
Незаросший опад	52/0.144	77/0.225	100/0.320	68/0.321	30/0.316
Общее число точек N_1	362	342	312	212	95
Участок 2					
Cladonia sylvatica	89/0.362	58/0.259	44/0.230	28/0.207	9/0.176
Бокальчатые *Cladoniae*	102/0.415	86/0.384	66/0.345	42/0.311	18/0.353
Polytrichum piliferum	19/0.077	25/0.112	19/0.099	16/0.118	0/0
Незаросший опад	36/0.146	53/0.237	60/0.314	49/0.363	24/0.471
Общее число точек N_2	246	224	191	135	51

Примечание. В числителе — частота встречи элемента f, в знаменателе — вероятность $P = f/N$; l_{min} — расстояние от края дерновины овсяницы до ближайшей точки учета (менее 2.5 см).

выше вероятность его встречи в каждой точке. Четыре точки, ближайшие к центру рамки-кольца, характеризуют первую зону влияния овсяницы (не считая зоны основания дерновины), следующие четыре — вторую, и т. д. (до пятой с шагом 2.5 см). Однако нужно учесть, что многие дерновины овсяницы имеют диаметр, превышающий диаметр первой (10 см), а иногда и второй зон, т. е. часть точек учета занята самой овсяницей. Чтобы правильно отразить соотношение элементов напочвенного покрова, необходимо как-то исключить эти точки. Возможны два варианта расчета: либо принять зоны в виде правильных окружностей (как на рис. 1), а точки, приходящиеся на дерновину овсяницы, не учитывать, либо, объединяя точки, равноудаленные от края дерновин, выделить зоны, концентрически повторяющие контур основания дерновины. Оба варианта в принципе равноправны, но при использовании второго полнее учитывается покров в ближайших к овсянице зонах, тогда как в первом варианте бо́льшим числом точек характеризуются краевые зоны.

Пример распределения частот встречи основных элементов по зонам, выделенным вторым способом, приведен в табл. 1. После преобразования частот в вероятности (доли от общего числа точек соответствующей зоны) связь изменений напочвенного покрова с расстоянием от дерновин овсяницы становится очевидной: по мере удаления от дерновин вероятность встречи *Cladonia sylvatica* монотонно понижается, а незаросшего опада — увеличивается.

В качестве эталона распределения элементов в среднем на участках можно использовать аналогичные «зоны влияния» вокруг центров кольцевых рамок, размещенных случайно. При таком способе заложения проб вероятности встречи овсяницы овечьей в любой точке учета одинаковы, поэтому распределение элементов во всех «зонах» должно быть однотипным. Расчет существенности разницы по данным табл. 2 подтвердил это: соотношения элементов достоверно не меняются с расстоянием от случайных точек. Значит, обнаруженное изменение вероятностей встречи элементов мохово-лишайникового покрова вокруг дерновин овсяницы овечьей действительно определяется ее влиянием.

Первый вариант расчета (объединение точек, равноудаленных от центра кольца) дает сходные результаты: закономерности сохраняются и даже выявляются более четко за счет увеличения частоты встречи *Cladonia*

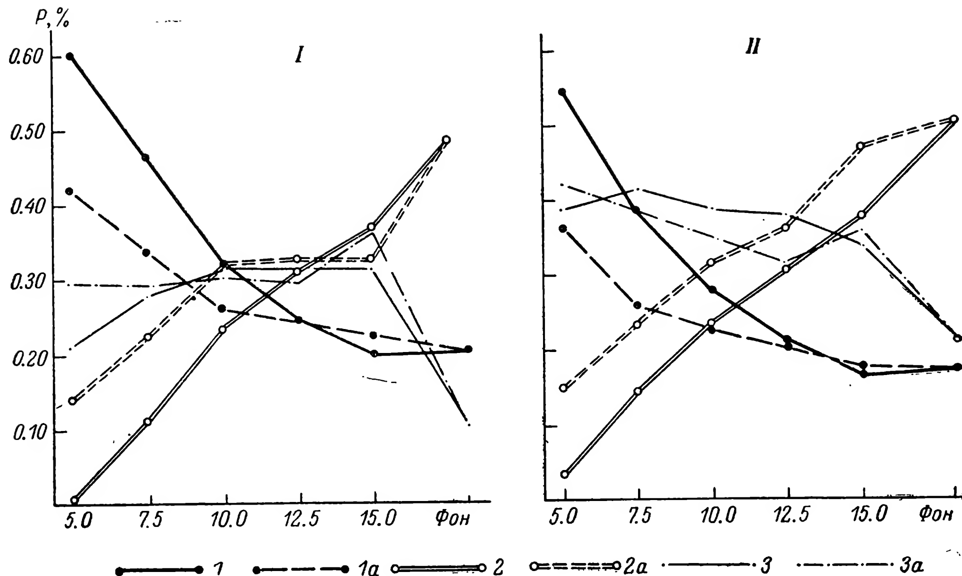


Рис. 2. Зависимость вероятности встречи разных элементов напочвенного покрова от положения в фитогенном поле *Festuca ovina*.

1 — вероятности встречи *Cladonia sylvatica* в точках, равноотстоящих от центров дерновин овсяницы (вариант 1), *1a* — то же в точках, равноотстоящих от края основания дерновин (вариант 2); *2*, *2a* — вероятности встречи незаросшего опада, рассчитанные по 1 и 2 вариантам; *3*, *3a* —вероятности встречи бокальчатых кладоний, рассчитанные по 1 и 2 вариантам. *I* — участок 1, *II* — участок 2. *По оси абсцисс* — расстояние (см) от центра дерновин овсяницы (для варианта 2 отметка 5.0 соответствует минимальному расстоянию от края дерновины); *по оси ординат* — вероятность встречи *P* (в %).

sylvatica в точках, ближайших к центру. Вероятности, полученные тем и другим способом, показаны на рис. 2. В качестве «фона» использовались частоты в точках при случайном расположении рамок, причем для элиминации влияния овсяницы не учитывались точки: а) попавшие на дерновину овсяницы; б) в зоне проекции побегов овсяницы и в) находящиеся

ТАБЛИЦА 2

Распределение частот встречи основных элементов мозаики напочвенного покрова по «зонам» при случайном размещении рамок

Элементы мозаики	Расстояние от центра рамки, см				
	5.0	7.5	10.0	12.5	15.0
Участок 1					
Дерновины овсяницы овечьей	38/0.097 *	56/0.148	61/0.154	64/0.161	58/0.146
Cladonia sylvatica	84/0.214	79/0.201	75/0.189	77/0.194	72/0.182
Бокальчатые *Cladoniae*	39/0.099	34/0.086	40/0.101	34/0.086	46/0.116
Polytrichum piliferum	29/0.074	36/0.092	30/0.076	30/0.076	31/0.078
Незаросший опад	151/0.385	147/0.375	154/0.389	154/0.389	151/0.382
Общее число точек. . .	396	396	396	396	396
Участок 2					
Дерновины овсяницы овечьей	68/0.212	73/0.228	73/0.228	77/0.241	68/0.213
Cladonia sylvatica	56/0.175	52/0.162	52/0.162	57/0.178	56/0.175
Бокальчатые *Cladoniae*	67/0.209	64/0.200	67/0.209	63/0.197	80/0.250
Polytrichum piliferum	11/0.034	18/0.056	17/0.053	16/0.050	17/0.053
Незаросший опад	116/0.363	108/0.337	107/0.335	102/0.318	95/0.297
Общее число точек. . .	320	320	320	320	320

Примечание. В числителе — частоты, в знаменателе — вероятности встречи. Звездочкой отмечена вероятность достоверно ниже остальных в строке.

ближе 7.5 см от основания дерновины или ближе 5.0 см от границы проекции овсяницы.

Характер кривых, представленных на рис. 2, позволяет сделать вывод, что вокруг особей овсяницы овечьей существует область, в которой мохово-лишайниковый покров отличается от фонового. Наиболее сильные отличия наблюдаются в непосредственной близости к дерновинам овсяницы; по мере удаления от них разница с фоном сглаживается. Такое размещение элементов живого покрова можно было ожидать исходя из гипотезы о воздействии фитогенного поля.

Логично предположить, что в однотипных условиях участков 1 и 2 влияние фитогенного поля овсяницы должно вызывать одинаковый эффект. Если это так, то тип распределения частот встречи одних и тех же элементов не будет различаться на разных участках. Используем для сравнения критерий χ^2. Поскольку общее количество точек распределяется по зонам в одинаковых вариантах («от края» и «от центра») сходно на обоих участках, вычислять χ^2 можно обычным способом для двух эмпирических распределений с неравными *n* (Урбах, 1963). Величины χ^2 и для кустистых, и для бокальчатых кладоний в обоих вариантах оказались намного ниже табличной для 5% уровня значимости (от 0.63 до 5.88 при $\chi^2_{.05}=9.49$), что определенно свидетельствует о сходстве их распределения на разных участках и тем самым подтверждает зависимость характера живого покрова от овсяницы.

По имеющимся данным можно оценить степень влияния овсяницы овечьей на распределение элементов напочвенного покрова, если исполь-

ТАБЛИЦА 3

Степень влияния фитогенного поля овсяницы овечьей на частоту встреч основных элементов напочвенного покрова

Элементы мозаики напочвенного покрова	Вариант расчета	Только в зонах вокруг овсяницы		С учетом фона	
		η^2	*F*	η^2	*F*
		Участок 1			
Cladonia sylvatica	1	0.070	25.0	0.067	26.0
	2	0.028	9.6	0.034	12.8
Бокальчатые *Cladoniae*	1	0.004	1.3	0.045	16.9
	2	0.002	0.6	0.043	16.1
Незаросший опад	1	0.064	22.4	0.092	36.5
	2	0.030	10.0	0.070	27.3
		Участок 2			
Cladonia sylvatica	1	0.055	12.4	0.044	16.5
	2	0.020	4.2	0.025	9.4
Бокальчатые *Cladaniae*	1	0.002	0.4	0.019	7.1
	2	0.006	1.2	0.020	7.3
Незаросший опад	1	0.046	10.3	0.079	31.2
	2	0.046	10.2	0.079	30.9

Примечание. Вариант 1 — зоны объединяют точки, равноудаленные от центра дерновин *Festuca ovina* (соответственно и от центра кольцевой рамки); вариант 2 — зоны объединяют точки, равноудаленные от края дерновин овсяницы.

Подчеркнуты достоверные значения: тремя черточками — при $P = 0.001$, двумя — при $P = 0.01$.

зовать, например, дисперсионный анализ по качественным признакам (Плохинский, 1970), учитывая факт встречи элемента в точках. Расчет показывает, что влияние овсяницы достоверно, но степень его невысока: величина η^2 не превышает 0.07 (табл. 3). Влияние на бокальчатые кладонии обнаруживается только в том случае, когда учтена частота их встреч вне фитогенного поля овсяницы.

Интересно проверить, меняется ли распределение кустистых и бокальчатых кладоний около более мелких особей овсяницы, зарегистрированных при случайном расположении рамок. Применив тот же метод, что и ранее — объединение точек, равноотстоящих от края дерновины (с той разницей, что прослеживалось только 1—2 направления от овсяницы), удалось показать наличие закономерных изменений в напочвенном покрове. *Cladonia sylvatica* и здесь обнаруживает тяготение к дерновинам овсяницы ($\eta^2=0.027$, $P=0.01$), а вероятность встречи бокальчатых кладоний почти не меняется, хотя и превышает фоновую. Однотипность изменений напочвенного покрова близ разных по размеру (и возрасту) особей овсяницы как будто подтверждает обусловленность этих изменений ее фитогенным полем. Однако в случае молодых дерновин овсяницы правомерно и другое объяснение: они могли поселиться в местах, где уже был более развит мохово-лишайниковый покров.

Отличие вероятности появления элементов живого напочвенного покрова близ особей овсяницы от таковой у случайных точек (фон) позволяет определить степень ее влияния на разном расстоянии от дерновин путем вычисления коэффициентов ассоциированности Ю. А. Злобина (1976). Теоретическая предпосылка, положенная в основу метода, заключается в том, что вероятность встретить особь вида В в качестве ближайшего соседа особей А при их ассоциированности должна отличаться от вероятности встречи особей вида В около случайных точек. Злобин (1976) производил сравнение вероятностей, полученных при двукратной регистрации частот ближайшего соседства (изучаемой пары видов и одного вида со случайными точками) на одной и той же линейной трансекте. Наш материал, как сказано выше, был собран несколько иначе: во-первых, особи овсяницы и случайные точки изучались не на трансекте, а на площади, во-вторых, учитывалась только часть особей овсяницы, поэтому следует говорить об использовании модификации Ю. А. Злобина.

Было принято, что ближайший сосед — это вид (или группа близких видов), отмеченный в точках, ближайших к краю дерновины овсяницы. Поскольку таких точек было 4 (по четырем направлениям), средняя вероятность фактического ближайшего соседства $\bar{P}'$ изучаемого вида (группы) к овсянице равна

$$\bar{P}'=\frac{\Sigma n_i'}{4S'},$$

где $\Sigma n_i'$ — сумма частот встречи вида в четырех точках, ближайших к дерновине овсяницы; S' — общее число учтенных дерновин овсяницы.

В рамках, размещенных случайно, вероятности всех элементов не зависят сколько-нибудь существенно от положения точек относительно центра рамки, так что можно вычислить среднюю ожидаемую вероятность ближайшего соседства

$$\bar{P}=\frac{\Sigma n_i}{20S},$$

где Σn_i — сумма частот регистрации вида во всех 20 точках случайно размещенных рамок, S — общее число рамок.

Индекс ассоциированности рассчитывается по формулам (Злобин, 1976)

$$A=\frac{P'-P}{P'} \quad \text{при} \quad P'>P\ (A>0),$$

$$A=\frac{P'-P}{P} \quad \text{при} \quad P'<P\ (A<0).$$

Трансформированный таким образом расчет ожидаемых вероятностей (P) исключает колебания индекса, возникающие из-за небольших флуктуаций частот встречи вида на разных расстояниях от случайных точек. Единый эталон P дает возможность определить ассоциированность с овсяницей не только в ближайших к ней точках, но и в точках, расположенных в других зонах фитогенного поля, и тем самым выяснить радиус области воздействия овсяницы на живой покров.

Результаты применения описанного метода представлены в табл. 4. Ассоциированность *Cladonia sylvatica* с овечьей овсяницей вблизи дерновин последней оказалась положительной и довольно высокой, но с увеличением расстояния связь быстро убывает. Достоверное влияние овсяницы на этот вид сказывается не далее 5—7 см от края дерновин ($l_{min} \leqslant 2$ см) или 10—12.5 см от их центра. Область благоприятствования росту бокальчатых лишайников шире — положительная ассоциированность остается примерно на одном уровне вплоть до границ учетной рамки. Влияние овсяницы на размещение политриховых мхов обнаружилось только на участке 2. В зоне, отстоящей от центра дерновины на 10—15 см (соответственно 4—10 см от их краев), *Polytrichum* встречается существенно чаще, чем вне фитогенного поля овсяницы.

Следует подчеркнуть, что коэффициент ассоциированности в данном случае оценивает степень изменения вероятностей встреч элементов под влиянием овсяницы. Ход изменения коэффициентов с расстоянием от дерновин овсяницы (табл. 4) и соответствующие изменения вероятностей (табл. 1, рис. 2) имеют одинаковый характер. Поэтому размеры фитоген-

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты ассоциированности (A) некоторых элементов живого покрова с овсяницей овечьей в разных зонах ее фитогенного поля

Взаимодействующие виды	№ участка	Расстояние от центра дерновин овсяницы, см				
		5.0	7.5	10.0	12.5	15.0
Первый вариант расчета						
Cladonia sylvatica—Festuca ovina	1	0.674	0.580	0.389	0.203	0.010
	2	0.687	0.556	0.379	0.202	0.012
Бокальчатые *Cladoniae—Festuca ovina*	1	0.526	0.638	0.682	0.676	0.674
	2	0.448	0.482	0.444	0.433	0.366
Polytrichum—Festuca ovina	1	−0.204	−0.290	−0.269	−0.290	−0.118
	2	−0.286	0.210	0.528	0.505	0.558
		Расстояние от края дерновин овсяницы, см				
		l_{min}	+2.5	+5.0	+7.5	+10.0
Второй вариант расчета						
Cladonia sylvatica—Festuca ovina	1	0.542	0.440	0.224	0.192	0.122
	2	0.533	0.347	0.265	0.184	0.040
Бокальчатые *Cladoniae—Festuca ovina*	1	0.669	0.662	0.678	0.668	0.736
	2	0.489	0.448	0.385	0.318	0.399
Polytrichum—Festuca ovina	1	−0.376	−0.247	−0.064	−0.086	−0.430
	2	0.364	0.562	0.505	0.585	−1.000

Примечание. Подчеркнуты достоверные значения A: тремя черточками — при $P = 0.001$, двумя — при $P = 0.01$, одной — при $P = 0.05$.

ного поля можно было получить непосредственным сравнением вероятности (доли) встречи элементов с каждой из зон поля с их вероятностью (долей) в среднем на участке (фон). Достоверность разницы долей определяется по критерию Стъюдента, либо — после преобразования долей в углы φ^R — по критерию Фишера (Плохинский, 1970), т. е. аналогично методу оценки достоверности коэффициентов ассоциированности, использованному Злобиным (1976).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенное исследование подтвердило существование вокруг дерновин овсяницы овечьей фитогенного поля, в пределах которого мохово-лишайниковый покров отличается от фонового. В окружающей дерновины области радиусом 15 см выделяются две зоны, отличающиеся по характеру воздействия овсяницы: зона, благоприятная для развития кустистых и бокальчатых кладоний, и зона, где овсяница оказывает положительное влияние только на бокальчатые кладонии (на участке 2 — также и на политриховые мхи). Первая зона окружает дерновины овсяницы кольцом шириной 5—7 см, вторая — от 5—7 до 10—12 см. Зоны выражены на обоих участках и имеют близкие параметры.

Как отмечалось ранее, растительность территории, где был собран материал, была уничтожена пожаром и к настоящему времени еще не полностью восстановилась. Ход пирогенной сукцессии в лишайниковых сосняках достаточно известен (Корчагин, 1954; Пушкина, 1960, и др.). Прослеживаются следующие этапы этого процесса: стадия пионерных мхов (*Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans* и др.) и ксерофитных политриховых мхов, затем стадия бокальчатых кладоний и, наконец, стадия кустистых кладоний. Наши наблюдения подтвердили пригодность этой схемы для исследованной территории.

Следовательно, обнаруженное близ овсяницы увеличение обилия бокальчатых и кустистых лишайников означает, что изменение условий в ее фитогенном поле ведет к возрастанию темпов сукцессии.

Мы попытались выявить, какие факторы трансформируются под воздействием овсяницы овечьей. В силу специфики морфологии и биологии лишайников влияние со стороны корневой системы овсяницы исключается. Более обосновано предположение, что около дерновин овсяницы для *Cladonia sylvatica* создаются относительно благоприятные микроклиматические условия. Поскольку лишайники растут только во влажном состоянии (Корчагин, 1960), защита от высыхания (например, за счет притенения) может привести к удлинению периода роста и, следовательно, увеличению годового прироста.

В июле 1978 г. на участке 1 было проведено изучение температурного режима. Температура регистрировалась в течение трех дней каждый час с 8 до 21 ч. Использовались максимальные метеорологические термометры и термисторные 10-точечные термометры (ПТЭТ, разработка Агрофизического института АН СССР). Датчики помещались в дернинки *Cladonia sylvatica* на глубину около 0.5 см; расположение датчиков было следующим: у основания дерновины овсяницы (5—6 см от центра), в середине проекции дерновины (7—8 см от центра), под краем проекции (10—11 см от центра) и в 20—30 см от ближайшей особи овсяницы. Датчики двух ПТЭТ размещались к югу и к северу от центра дерновин, максимальные термометры — только к северу. Температура воздуха (в 5 см над поверхностью покрова) определялась по данным суточного термографа, установленного на участке.

Данные измерений (табл. 5) показывают, что затенение дерновиной овсяницы заметно влияет на температурный режим лишайника под ней. Особенно существенно то, что наблюдались большие различия в скорости прогревания покрова в утренние часы, когда лишайники еще влажные от росы. Это подтверждает возможность замедленного высыхания их под прикрытием овсяницы и соответственно ускорения роста.

ТАБЛИЦА 5

Влияние овсяницы овечьей на температуру покрова *Cladonia sylvatica*

Тип термометра	Время	Тип погоды	*t* воздуха, °C	Место относительно дерновины овсяницы							$d_{max} = t^{\circ}_{фон} - t^{\circ}_{П}$
				фон	к северу			к югу			
					КП	П	ОД	ОД	П	КП	
ПТЭТ	26 VII, 8 ч	Ясно	22.0	27.5*	24.9	26.2	26.4	18.2	21.4	22.1	6.1
	25 VII, 11—15 ч	»	28.2	44.2*	26.7	26.3	22.1	35.2	40.1	42.0	17.9
	26 VII, 16 ч	Облачно	21.0	26.4	25.0	21.5	22.0	20.7	21.8	23.2	4.9
ПТЭТ	26 VII, 8 ч	Ясно	22.0	27.5*	19.2	19.7	16.5	19.6	—	19.7	7.8
	25 VII, 11—15 ч	»	28.2	44.2*	26.9	26.2	22.5	39.3	—	41.8	18.0
	26 VII, 16 ч	Облачно	21.0	27.5	23.6	23.1	20.6	21.8	—	23.2	4.4
Максимальные термометры	26 VII, 8 ч	Ясно	22.0	27.5*	25.7*	23.9*	21.8*	—	—	—	3.6
	25 VII, 11—15 ч	»	28.2	44.2*	36.3*	26.7*	25.9*	—	—	—	17.5

Примечание. КП — край проекции, П — середина проекции побегов овсяницы, ОД — край основания дерновины овсяницы.

Температуры, отмеченные звездочкой, — средние из показаний семи максимальных термометров.

Для проверки последнего было взято 10 пар образцов дернинок *Cladonia sylvatica* в зоне проекции овсяницы и вне ее. Принято считать (Корчагин, 1960), что кустистые лишайники дают одно ветвление в год, а годовой прирост равен расстоянию между соседними ответвлениями («колену») в нижней части живого подеция. Исходя из этого мы на 7—10 подециях из каждого образца определили годовой прирост, длину семи «колен», возраст живой части и возраст подеций (максимальное общее число «колен») и высоту дернинки *Cladonia sylvatica*.

Величина годового прироста оказалась малопригодной для обоснованных выводов: в пределах одного образца наблюдался прирост от 4.5 до 9.8 мм (коэффициент варьирования от 15 до 32.4%). Попарное сравнение образцов обнаружило в некоторых случаях достоверное увеличение годового прироста *Cladonia* близ овсяницы овечьей (на 1.0—1.5 мм), но в среднем разница близка к нулю. Прирост подеций за 7 лет (длина семи «колен»), элиминирующий случайные колебания по годам, представлялся более устойчивым показателем. Однако значимое различие снова не выявилось: средний семилетний прирост *Cladonia* около дерновин овсяницы составляет 16.69, а в промежутках — 16.26 мм, хотя в отдельных парах образцы из-под дерновин овсяницы показали достоверно больший прирост на 3.5—5.5 мм. Видимо, сказалось не учтенное нами различие в условиях освещенности микрозон. Если в проекции дерновин овсяницы затенение благоприятствует лишайникам через изменение микроклимата, то вблизи основания дерновин оно становится уже прямодействующим фактором, подавляющим рост *Cladonia*, Образцы лишайника, взятые очень близко к овсянице, где их прирост слабее фонового, снизили и общую среднюю.

Помимо величин прироста, о состоянии кустистых лишайников может свидетельствовать возраст живой части подеция, так как в благоприятных условиях отмирание подеция замедляется (Корчагин, 1960). Среднее количество живых «колен» подеций в фитогенном поле овсяницы оказалось равным 8.37, вне поля — 7.28, т. е. условия, создаваемые овсяницей, способствуют удлинению жизни подеция на 1.09 года (t_d=2.82, P=0.02).

Четко прослеживается и разница в морфологии дернинок *Cladonia*: под прикрытием овсяницы они плотные и состоят из прямостоячих, сильно разветвленных подециев в отличие от рыхлых, образованных перепутан-

ными полегающими подециями дернинок открытых мест. Благодаря этому высота дернинок в проекции овсяницы больше в среднем на 18 мм (t_d=2.85, P=0.02).

Анализ образцов лишайника выявил еще один важный факт — особи овсяницы окружены более старыми дернинками *Cladonia*. Их средний возраст 15.8 лет (максимальный 18—19 лет), а дернинок, растущих в промежутках — 13.5 лет (t_α=6.3). Следовательно, около дерновин овсяницы овечьей кустистые лишайники поселяются раньше и растут несколько лучше, чем вне зоны их влияния. Возможная причина этого — более благоприятный микроклимат.

Таким образом, овсянице овечьей принадлежит заметная роль в формировании микромозаики напочвенного покрова на горелых вырубках. Будучи одним из пионеров заселения гарей и вырубок овсяница создает новую экологическую нишу, отличающуюся в первую очередь микроклиматическими условиями. В этой нише — фитогенном поле овсяницы — раньше поселяются и быстрее разрастаются по площади бокальчатые и кустистые лишайники. Мозаичность, на первых стадиях по преимуществу эдафотопическая и эпизодическая, после заселения территории овсяницей приобретает, по классификации Т. А. Работнова (1978), ценобиотический характер. Покров в точках, лежащих в пределах фитогенного поля овсяницы (особенно в радиусе 5—7 см от края основания дерновин), оказывается более продвинутым в сукцессионном плане, в то время как в промежутках смены запаздывают.

Описанные явления выражены только в крайних условиях (открытые южные склоны и вершины дюн). При наличии хотя бы слабого притенения древостоем влияние овсяницы сглаживается.

На более поздних стадиях сукцессии, когда покров кустистых лишайников почти сомкнулся, уже не овсяница воздействует на лишайники, а они определяют возобновление, форму роста и мозаику размещения ее особей. Эти эффекты взаимодействия будут нами рассмотрены в дальнейшем.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. (1970). Введение в фитоценологию. — Демьянов В. А. (1978). Метод изучения фитогенного поля древесных пород. Бот. ж., 63, 9. — Злобин Ю. А. (1976). Исследование механизмов, определяющих межвидовые ассоциированности и фитоценологическую структуру растительного покрова. Бот. ж., 61, 4. — Корчагин А. А. (1954). Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, Геоботаника, IX. — Корчагин А. А. (1960). Определение возраста и длительности жизни лишайников. В кн.: Полевая геоботаника, II. — Михайлова Н. Ф. (1977). О характере взаимоотношений некоторых плотнодерновинных злаков. В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. — Пушкина Н. М. (1960). Естественное возобновление растительности на лесных гарях. Тр. Лапландского заповедника, 4. — Работнов Т. А. (1978). Фитоценология. — Уранов А. А. (1965). Фитогенное поле. В кн.: Проблемы современной ботаники, I. М.—Л. — Уранов А. А., Н. Ф. Михайлова. (1974). Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 79. — Урбах В. Ю. (1963). Математическая статистика для биологов и медиков.

Биологический
научно-исследовательский институт
Ленинградского государственного университета.

Получено 14 V 1979.

УДК 577.95 : 582.912.4

М. Т. Мазуренко

ОНТОГЕНЕЗ РОДОДЕНДРОНА ФОРИ *RHODODENDRON FAURIEI* FRANCH. *(ERICACEAE)* В СИХОТЭ-АЛИНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

M. T. MAZURENKO. ONTOGENY OF *RHODODENDRON FAURIEI* FRANCH. (*ERICACEAE*) IN THE SIKHOTE-ALIN RESERVATION

Рододендрон Фори *Rhododendron fauriei* Franch. в Сихотэ-Алинском заповеднике имеет две экобиоморфы: дерево и стланец. В начале онтогенеза дереву необходимо преодолеть моховой покров, травянистый и нижний древесный ярусы, что отражается на его внешнем облике. Система первичной оси живет в течение всего онтогенеза, дополняясь системами из спящих почек. Начало онтогенеза стланца идет так же, как у дерева. У ювенильных растений побеги начинают стелиться и укореняться. Взрослое растение — вегетативно-подвижный парциальный куст, нарастающий с одного конца и отмирающий с противоположного. В отличие от дерева стланец не старится, обновляясь за счет придаточной корневой системы, которая все время следует за растущими побегами.

Среди рододендронов советского Дальнего Востока рододендрон Фори *Rhododendron fauriei* Franch. — единственное древесное растение. Это типичный обитатель субтропического климата (основной ареал находится в Корее). Рододендрон Фори найден недавно на материковой части советского Дальнего Востока, на восточных отрогах Сихотэ-Алиня (Сихотэ-Алинский заповедник, хребет Хунтами) (Шеметова, 1970; Флягина, 1972). Он приурочен к поясу психромезофильных кедровников с участием в древостое темнохвойных пород (Колесников, 1938). Кроме того, на территории СССР это растение встречается на Курильских о-вах (Ворошилов, 1966; Воробьев, 1968).

Онтогенез рододендрона Фори изучался у растений, произрастающих в верховье р. Джигит (ручей Кабаний) в узком, тенистом ущелье, на склоне крутизной 35—40° северной экспозиции, на высоте 750 м над ур. м. Небольшая роща из рододендрона находится под пологом редкостойных кедров корейских *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc., ели аянской *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fish. ex Carr. и пихты белокорой *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. Деревца рододендрона отстоят один от другого на расстоянии 0.5—2 м. Под пологом взрослых растений на расстоянии 10—20 см друг от друга находится густой прутьевидный подрост.

При выделении фаз онтогенеза древесных растений мы берем за основу эколого-морфологические критерии, ставя на первое место условия обитания и изменение структуры побеговых систем, так как прежде чем кустарник или дерево достигнет свойственного ему яруса лесного биоценоза, он должен преодолеть моховой, травяной и нижние древесные ярусы, при этом изменяется и форма его роста. В соответствии с данным критерием у рододендрона Фори выделены следующие фазы онтогенеза: 1 — проросток — мелкое розетковидное растение, погруженное в моховой покров; эта фаза длится от прорастания до 3—4-го, иногда 10-го года; 2 — более крупное розетковидное растение, находящееся на поверхности мохового покрова, с 3—4-го примерно до 10-го года; 3 — прутиковидное растение травяно-кустарничкового яруса, примерно с 10-го до 20-го года; 4 — канделябровидное деревцо кустарникового яруса в 20—30 лет; 5 — деревцо с конусовидной кроной, достигает нижнего древесного яруса, предельного для этого вида, в 30—60 лет; 6 — деревцо с куполообразной кроной в 60—90 лет; 7 — дерево с неправильной формой кроны (из-за сильного отмирания ветвей) в 90—130 лет. Определение длительности отдельных фаз проводилось по морфологическим признакам и потому не вполне точно. Подсчитывать возраст растений по годичным кольцам мы не имели возможности, так как для этого пришлось бы уничтожить множество экземпляров рододендрона Фори, внесенного в «Красную книгу» (1974).

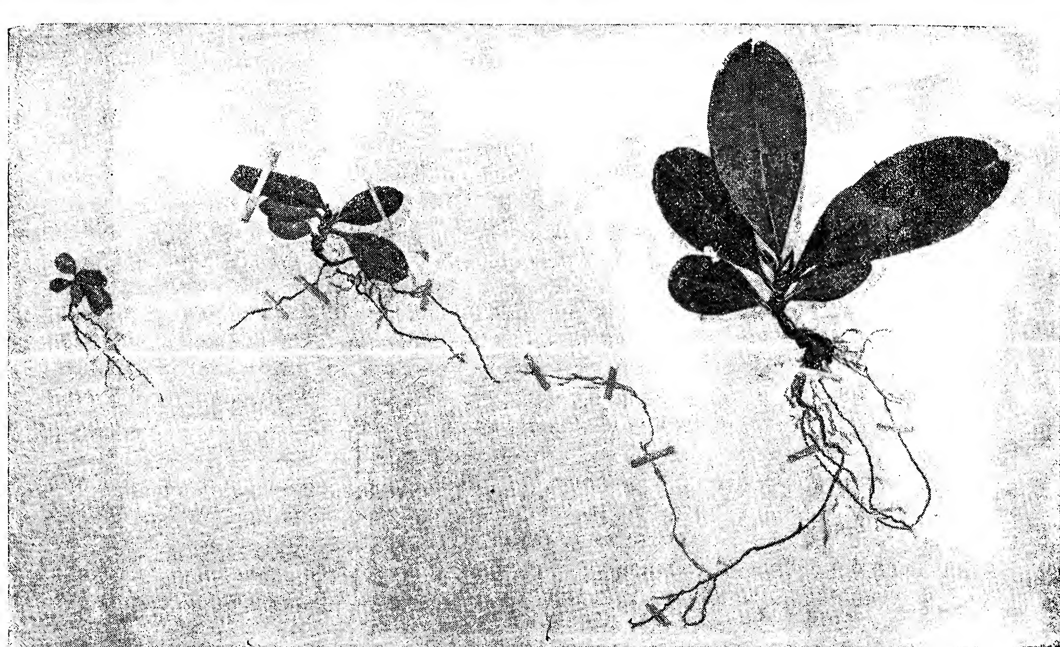


Рис. 1. Молодые растения *Rhododendron fauriei* Franch. во второй фазе онтогенеза.

1 ф а з а. Семена рододендрона Фори прорастают на моховом покрове, очень часто на поваленных стволах, пнях. В первый год жизни у проростка образуются две овальных ярко-зеленых семядоли размером 1—1.5×1 мм, тонких до прозрачности. Нитевидный гипокотиль зеленый, 3—4 мм, переходит в такой же тонкий беловатый извилистый корень с разветвлениями одного порядка. Эпикотиль 1—2 мм.

Все растение погружено в мох. Семядоли сохраняются зелеными до следующей вегетации. В первый год возможно образование 1—2 нежных, округло-овальных листа размером 2×1.5 мм с черешками 1—1.5 мм длины. К осени формируется терминальная почка, ее размеры столь малы, что невооруженным глазом она не просматривается. Прирост второго года — 1—2 мм. На нем два обратнояйцевидных листа — 3×2 мм. На второй год семядоли и первые листья буреют, засыхают, но не отваливаются. Корень вытягивается до 1 см, дает разветвления до 2—3 порядков, становится буровато-коричневым. Затем ежегодно из терминальной почки отрастает очередной прирост 1—2 мм с двумя листьями, размеры которых с каждым годом увеличиваются. Они становятся жестче, темнее, более тусклыми. Отмершие листья не опадают, а несколько лет остаются прикрепленными к первичной оси.

2 ф а з а. На 3—5-й годы верхушка проростка показывается на поверхности мохового покрова и растение приобретает вид лежащей на нем розетки. Однако его стебель, или первичная ось, остается почти полностью погруженной в мох, поддерживаясь им в ортотропном положении, но основание стеблевой части все же несколько изогнуто. Корень удлиняется до 2.5 см. Листья продолжают увеличиваться. Теперь они живут уже на один год, а два, иногда три. Очередной прирост несет два-три листа. Они округло-овальные или несколько вытянутые к основанию (рис. 1). Самый верхний лист всегда больше нижних, 10—12×6—8 мм, сверху темно-зеленый, с нижней стороны с сероватым оттенком, его основание плотно охватывает побег. Хорошо видна конусовидная, наверху заостренная терминальная почка, 1—2 мм длиной, покрытая темно-коричневыми опушенными чешуями сохраняющимися несколько лет.

3 ф а з а. Начало фазы определяется тем, что растение возвышается над поверхностью мха. У более сильных растений приросты постепенно

становятся больше, так что примерно к 15 годам они достигают 5 см и растение приобретает вид тонкого прутика. Листья 7×2 см, с немного завернутыми вниз краями, в числе 4—5, собраны в виде розетки у верхушки. Пазушные почки очень маленькие, скрыты за черешками и остаются покоящимися. В отличие от них терминальная почка конусовидная, 1.8×0.4 см. Иногда в следующие пять лет она может отмереть. Тогда из пазушной почки верхнего прироста вырастает боковой ортотропный замещающий побег, продолжающий нарастание стволика. Чаще терминальная почка не отмирает. Ежегодно появляются очередные приросты.

Основание стволика полегает еще на 1 см, а нижняя ортотропная часть засыпается листовым опадом на 5—10 см. От нее отходят косо вниз направленные придаточные корни до 10 см длины с разветвлениями до трех порядков. Некоторые спящие почки погребенных в опад приростов бывают увеличенными, но они дальше не растут. Стволик утолщается до 2 см. Некоторые листья достигают максимальных размеров — 17×6 см, свойственных рододендрону Фори в данных условиях обитания. У взрослых растений листья меньших размеров.

Рядом с сильными, быстро растущими растениями встречаются угнетенные 50—60-летние, сохраняющие вид тонкого прутика. Годичные приросты таких растений составляют только 0.5—1 см.

4 ф а з а. К 20 годам высота рододендрона становится 50—60 см (иногда до 100). Благодаря значительным приростам растение быстро увеличивается в высоту, проникая в кустарниковый ярус. Теперь одновременно с ростом происходит ветвление ствола. В первое время ветви небольшие, с приростами в 2—3 см, направлены косо вверх, образуются нерегулярно по одной-две в пазухах листьев последнего прироста (в верхней части ствола). Затем они появляются все чаще и в большем числе, мутовками по два-три. Одни из них могут жить до 10 лет, большинство же отмирает в первые три года. Наиболее сильные из них начинают ветвиться сами. Это происходит так: косо вверх направленный боковой побег нарастает 2—4 года, после чего его терминальная почка отмирает, а из пазушных почек последнего годичного прироста отрастают один-два побега следующего порядка. Они вначале направлены косо вверх, потом отклоняются горизонтально, но концы их приподнимаются, благодаря чему крона рододендрона принимает канделябровидную форму. Границы первых, небольших приростов стволика к этому времени стираются, слившись в утолщенное изогнутое основание.

Раз в 5—6 лет терминальная почка стволика отмирает. Один из боковых побегов в верхней мутовке становится вертикальным, замещая центральную ось. Небольшой пенек — след верхушечной почки — со временем отваливается. Остается небольшое углубление, в дальнейшем полностью зарастающее коркой, после чего уже ничто не напоминает о замещении основного побега боковым. Ствол выглядит единым целым, представляя собой составную скелетную ось (Мазуренко, Хохряков, 1977).Остальные побеги мутовки являются боковыми ветвями (рис. 2, *б*).

5 ф а з а. а) К 30 годам высота рододендрона достигает 1.5 м. Годичные приросты стволика увеличиваются до 10—12 см. Мутовки боковых побегов начинают появляться регулярно, обычно с интервалами в 2—3 года (рис. 2, *5*). К верхушке крона заострена, так как там находятся короткие молодые боковые побеги, со временем все более разветвляющиеся, благодаря чему канделябровидная форма кроны сменяется конусовидной с четким ярусным строением. С этого периода важным показателем фаз онтогенеза становится строение ветвей, так как основные жизненные функции дерева сосредоточиваются в них, а за стволом сохраняется лишь опорная и проводящая роль.

Цикл развития ветви, как и раньше начинается с возникновения пазушного, косо вверх направленного побега. Через 3—5 лет он достигает 20—30 см, его терминальная почка отмирает и под ней вырастают два замещающих вильчато расходящихся боковых побега второго порядка. Годичные приросты их колеблются от 2 до 7 см, число листьев — от 5 до

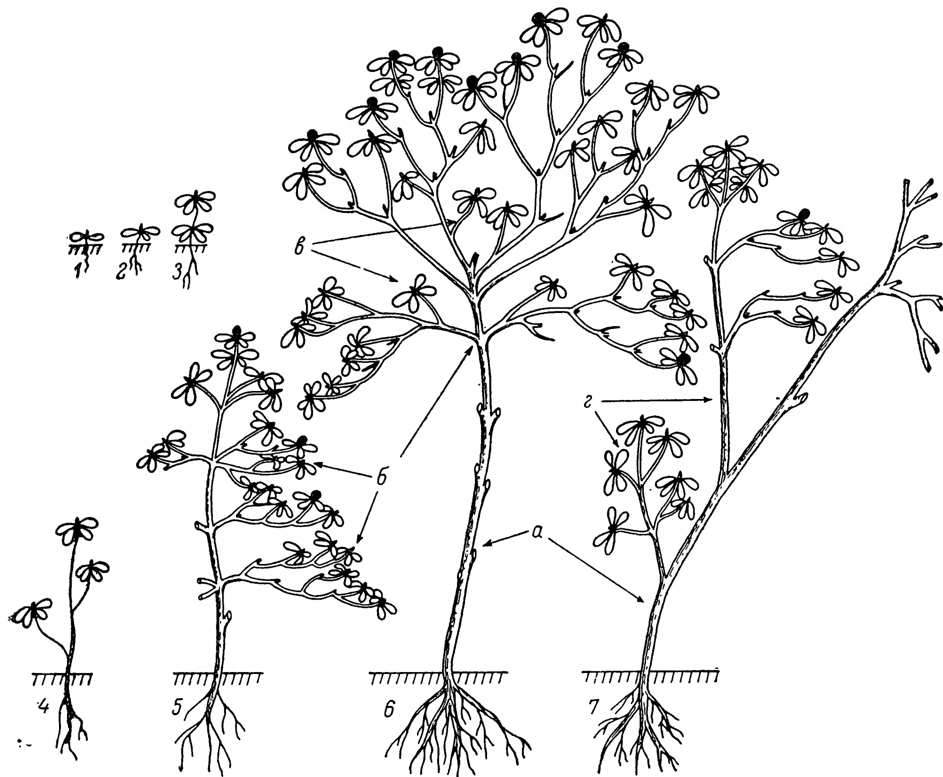


Рис.2. Онтогенез *Rhododendron fauriei* Franch.

1—7— фазы онтогенеза; *а* — главная ось (ствол), *б* — боковые оси (ветви), *в* — побег дополнения, *г* — система побега формирования.

10—12. Более сильные побеги растут 2—3 года, слабые — 5—7 лет. Изредка рост побегов заканчивается формированием терминального соцветия из 2—5 белых цветков.

Побеги третьего порядка короче по сравнению с первым и вторым. Наибольшие ветви вытягиваются до 0.5 м, после чего постепенно засыхают и отваливаются. Стволик снизу оголяется. Некоторые ветви живут меньше, насчитывая всего два порядка побегов, их длина не более 30 см. Из-за различных размеров и количества приростов получаются разнообразные структуры системы боковой ветви. С годами ветви, как и прежде, становятся горизонтальными, затем поникают и только растущие концы побегов приподнимаются.

Цветение начинается во время формирования конусовидной кроны. Ствол быстро набирает высоту до 2 м. Рост лидирующего ортотропного побега ствола преимущественно заканчивается формированием крупного терминального зонтика из 5—7 цветков. Под укороченной кистью вырастает мощная мутовка из 4—6 побегов, наибольший из которых обычно становится ортотропным, замещающим. Он растет несколько лет (2—5) и в свою очередь заканчивается соцветием, после чего замещается дочерним. Остальные побеги мутовки с годами становятся боковыми ветвями. Каждая новая мутовка боковых побегов дает новый ярус более сильных и более долговечных ветвей, среди которых становится все больше цветоносных.

б) К 50 годам высота оголенной части стволика увеличивается до 1, а всего дерева — до 2.5 м. Ветви простираются в стороны до 1.5 м. Цикл роста и развития их длится от 30 до 40 лет. Остановимся на нем подробнее.

Рост ветви начинает пазушный побег длиной 10—20 см; его годичные приросты равны 4—7 см. На второй-третий годы он зацветает. Два-три замещающих побега, выросшие под соцветием, продолжают формировать ветвь. Одни из них отмирают в конце первого года. Вторые (5—8 см длиной)

ТАБЛИЦА 1

Основные параметры ярусных ветвей *Rhododendron fauriei*

Фаза	Максимальная длина ветви, см	Число порядков ветвлений	Число приростов на побегах разных порядков			Размер годичных приростов, см			Длительность жизни ветви, лет
			1	2	3	1	2	3	
4	10—12	1	5—6	—	—	1—2	—	—	10—12
5а	50	3—5	2—3	3—4	—	5—7	3—5	—	20—25
5б	100	13—15	2—3	5—10	10	10—12	5—8	3—5	30—40

после двух-трех лет роста дают терминальное соцветие, после этого могут ветвиться. Третьи растут дольше — до 10 лет. Приросты последних небольшие — до 1 см. Они, как правило, заканчивают рост будучи вегетативными, а затем либо отмирают, либо замещаются одним-двумя такими же слабыми побегами, но меньших размеров. Ветвь расширяется, принимает горизонтальное положение. Побеги 1—2 порядков в основании ветви оголяются, становятся скелетными осями. Новые ярусы ветвей в верхней части ствола затеняют нижние. Плодоношение ветви ослабевает. Побеги вытягиваются, принимают форму плакучих.

В начале роста ветви преобладают большие закрытые побеги с коротким циклом развития, отмирающих побегов почти нет. С увеличением порядка ветвления размеры приростов сокращаются (табл. 1), но длительность периода роста увеличивается, отчего побеги становятся длиннее и идет нарастание биомассы ветви. Но, начиная с 2—3 порядков осей, одновременно с появлением новых побегов все более усиливается отмирание слабых. Цикл заканчивается полным отмиранием ветви.

На стволе может быть до 10 ярусов боковых ветвей, расстояние между которыми от 10 до 20 см. Ствол покрыт коричневой шелушащейся коркой. Хорошо просматриваются сконцентрированные кольцом спящие почки. Ствол в основании утолщается до 10 см.

6 ф а з а. К 60 годам деревцо вырастает до 2.5—3 м. Ярусные ветви продолжают функционировать, но уже не играют основной роли. Их замещают ветви верхней куполообразной кроны. Ее формирование идет так: рост очередного замещающего побега ствола, как обычно, заканчивается формированием соцветия, под которым вырастает мутовка из 3—4 косо вверх направленных побегов, но ни один из них не лидирует. Они ветвятся как и прежде, и хотя угол расхождения между ними увеличивается, они не принимают горизонтального положения. Каждая ветвь с годами становится дуговидной, занимая пространство над стволом и тем самым увеличивая высоту дерева (рис. 2, *6*).

По мере развития верхних ветвей их основания превращаются в толстые (до 3 см в диаметре) скелетные оси, от которых отходят более тонкие оси вторых и третьих порядков. Ветви куполообразной кроны живут от 30 до 60 лет, насчитывая до 15 порядков. В цикле развития верхних ветвей, так же как и у ярусных, вначале преобладают процессы роста, затем плодоношения и в конце — старения. Первый период — «рост» — длится до 10 лет, второй — «плодоношение» — до 20 лет и «старение» — до 30 лет. В первом периоде цикличность побегов небольшая, они крупные, но их мало; в период плодоношения побегов становится больше, размер их сокращается, а время роста увеличивается, в основном это репродуктивные побеги. В период старения плодоношение ослабевает, число новообразующихся побегов с каждым порядком сокращается. Преобладают длинные, долго нарастающие побеги с маленькими приростами, которые слабо ветвятся или полностью отмирают. В концу цикла засыхают не только отдельные побеги, но и части ветви, оголяя крону. Более сильные ветви перетягивают ее в одну сторону, и дерево наклоняется.

Одновременно с развитием верхних ветвей продолжается рост нижних. Их развитие заканчивается к 80—90 годам жизни дерева.

Когда ярусные ветви отмирают, высота ствола больше не увеличивается. Так же, как и на ярусных ветвях, в разных частях куполообразной кроны возможно появление из спящих почек побегов дополнения. Побеги дополнения (Мазуренко, Хохряков, 1977) морфологически сходны с очередными терминальными и пазушными побегами ветвления, вырастающими из почек, прошедших только один период покоя. Побеги дополнения возникают из почек, покоившихся два и более года. Они равны по длине побегам ветвления или чаще меньше их. Одни побеги — их большинство — эфемерные; другие — живут 2—3 года, дают небольшие (в 1—2 см) приросты, в конце цикла развития отмирают, третьи — ветвятся, создают 1—2 порядка дочерних побегов, и после 2—5 лет жизни вся система побега дополнения отмирает.

Одновременно с ростом и увеличением кроны ствол утолщается до 10—15 см. Дерево достигает своего экологического оптимума для данного местообитания. 6 фаза — наиболее сильное плодоношение, ассимиляция и транспирация.

Согласно И. А. Флягиной (1972), корневая система взрослых деревьев поверхностная, простирается до 1.5—2 м, т. е. имеет такую же длину, что и крона.

7 ф а з а характеризуется ростом дополнительных систем побегов, возникающих из спящих почек.

В месте наибольшего изгиба ствола, образовавшегося из-за его наклона (рис. 2, *7*, *а*), из спящей почки появляется побег формирования, который характеризуется усиленными процессами роста. Они всегда больше побегов ветвления и побегов дополнения. Побеги формирования выполняют в основном функции омоложения побеговых систем. У деревьев они появляются в кроне в конце онтогенеза (Хохряков, Мазуренко, 1968; Мазуренко, Хохряков, 1977). В отличие от побегов дополнения уже в первый год они отрастают до 10 см; последующие годичные приросты побега формирования примерно такие же. На второй-третий годы, кроме очередного прироста, возможно появление двух-четырех боковых побегов, одни из которых отмирают на первый-третий годы жизни или ветвятся до 2—3 порядков. Рост и ветвление системы побега формирования (СПФ) идут так же, как и у материнского ствола. Не затененная кроной СПФ быстро растет, а стареющая крона быстро деградирует. Высота стволика СПФ увеличивается до 1.5, а диаметр ее стволика в основании достигает 3 см. На стволике может образоваться до 4—5 ярусов ветвей. СПФ сохраняется 15—20 лет. Она выглядит небольшим «деревцем» на материнском дереве. Во время роста СПФ ниже по стволу могут появиться еще 2—3 новых «деревца», но менее долговечных. Надставочные СПФ продлевают жизнь дерева на 20—30 лет. После их отмирания оно полностью засыхает, онтогенез на этом заканчивается.

Структурная модель *R. fauriei* подобна таковой *R. aurigeranum* Sleum., произрастающего в горах Новой Гвинеи (Temple, 1977), хотя последний часто является эпифитом.

В зависимости от преобладающих морфогенетических процессов онтогенез рододендрона Фори можно еще подразделить на следующие три этапа:

I — рост, формирование ствола дерева, достижение им максимально возможной для него высоты. На этом этапе растение закрепляется на «своем» участке почвы и проникает в свойственный ему ярус фитоценоза. Этот этап включает 1—5 фазы морфогенеза.

II — стабилизация, равновесие между ростом и отмиранием, формирование кроны и достижение наибольшей в данных условиях биомассы и максимума плодоношения. Этот этап начинается с возникновения кроны, но типичное свое выражение он получает лишь в фазу 6. В это время дерево занимает максимально доступный ему объем пространства как в воздушной, так и в почвенной средах. Его состояние в это время можно охарактеризовать как «идеальное воплощение беспрепятственного хода жизненных процессов» (Irmscher, 1922, цит. по: Серебряков, 1962, с. 240).

ТАБЛИЦА 2

Характеристика этапов и фаз онтогенеза *Rhododendron fauriei*

Ярус фитоценоза	Этап	Фаза	Длительность, лет	Форма растений и кроны	Основные процессы
Моховой покров	I	1	1—3	Нитевидная	Рост
Травяной ярус	I	2	3—10	Розетка	»
	I	3	10—20	Прутиковидная	»
Кустарниковый ярус	I	4	20—30	Канделябровидная	»
Нижний древесный ярус	I	5	30—60	Конусовидная	Рост, плодоношение
	II	6	60—90	Куполообразная	Плодоношение, отмирание
	III	7	90—130	Куполообразная разрезанная крона	Образование СПФ, старение

III — старение — сокращение интенсивности приростов и плодоношения, возрастание темпов отмирания побегов и их систем. Он начинается в фазу 6, но «расцвет» его падает на фазу 7.

Каждый из характеризующих эти этапы процессов (рост и отмирание, омоложение и старение) идут как бы по одновершинной кривой сначала медленно, затем усиливаются и, наконец, затухают. Резкую границу между этапами (по крайней мере в той степени, как это свойственно фазам) провести нельзя. Соотношение между фазами и этапами показано в табл. 2.

В нескольких километрах от описанной нами популяции в верховьях р. Ситцы, у ручья Спорного, в подобном же типе растительности на крутом юго-восточном склоне находится еще одна роща рододендрона Фори. Из-за сильных ветров и снежных заносов стволы деревьев прижимаются к почве и стелются вниз по склону, образуя заросли. Они напоминают вечнозеленый подлесок (шкэриани) из рододендрона понтийского *R. ponticum* L. и рододендрона Унгерна *R. ungernii* Trautv. в буковых лесах Западного Кавказа (Голицын, 1939; Долуханов, 1969).

У этой формы только две первые фазы отногенеза идут так же, как у прямостоячей. С началом же перехода в третью фазу, с 10-летнего возраста, основание первичного побега прижимается к почве сначала наполовину, а затем большей частью. С каждым годом протяженность плагиотропных участков системы первичной оси (стволика) увеличивается. Первые годичные приросты присыпаются листовым опадом и укореняются по всей длине. Система первичного корня, разветвленная до 4—5-го порядков, углубляется на 25—30 см. Придаточные корни проникают в глубь почвы на 15—20 см. На восходящей части стволика ежегодно появляется новый прирост от 2 до 7 см. Раз в два-три года верхняя почка отмирает и побег замещается новым, очередным. О замещении побега говорят сохраняющиеся некоторое время набольшие пенечки. Вместе с полеганием стволика пеньки оказываются на плагиотропной части. Так как основной ток минеральных веществ и воды идет через придаточные корни, первичный корень с годами отмирает и рододендрон превращается в вегетативно-подвижный стланец (рис. 3).

К 30—40 годам на стволике начинает появляться не один замещающий побег, а 2—3, один из них лидирует, другие остаются боковыми ветвями. В других случаях ветвление может быть моноподиальным.

Годичные приросты увеличиваются до 10 см, и ортотропная часть стволика быстро набирает высоту до 1 м. На стволике имеется до четырех ярусов боковых ветвей. Когда верхние ветви только начинают рост, на нижнем ярусе ветви насчитывают 3—4 порядка побегов. Восходящая, растущая вверх часть парциального куста похожа на небольшое конусовидное деревце, подобное СПФ на стареющих деревьях. Многие побеги заканчивают цикл цветением. На верхушке стволика также могут появляться соцветия, после чего ось замещается очередным лидирующим боковым побегом.

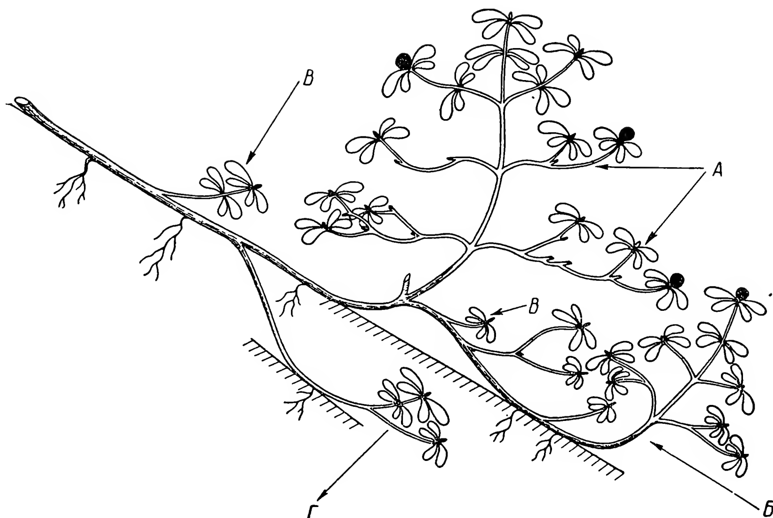


Рис. 3. Схема стелющейся экобиоморфы *Rhododendron fauriei* Franch.

А — боковые ветви, *Б* — укорененная боковая ветвь, *В* — побег дополнения, *Г* — система побега дополнения.

В некоторых случаях она замещается двумя косо вверх направленными боковыми побегами. Тогда восходящая часть уподобляется кроне прямоствольного дерева.

Одновременно с ростом и ветвлением верхних участков ортотропного стволика нижняя часть продолжает стелиться и укореняться. С годами она утолщается до 4 см в диаметре. Ветви нижних ярусов отмирают или полегают вместе со стволиком. Некоторые полегающие ветви также саблевидно изгибаются. Иногда такая ветвь растет вверх и подобно материнскому стволу дает боковые побеги (рис. 3, *Б*). На 10—20-й год побочная ветвь либо отмирает, либо пригибается снегом, укореняется и продолжает рост самостоятельно.

Высота стволиков обычно от 1 до 1.5 м, а плагиотропные, вытянутые вниз по склону скелетные оси имеют длину 3—5 м. Базальный конец скелетной оси отгнивает, а в основании стволика появляется новая придаточная корневая система. Стланец как бы «ползет», нарастая с одного конца и отмирая с противоположного. На разных частях парциального куста часто появляются побеги дополнения. В основном они одиночные, реже дают 1—2 порядка небольших побегов. Большинство побегов дополнения гибнет в первый же год, только немногие с трудом пробиваются на поверхность. В редких случаях рост побега дополнения усиливается. Тогда он начинает ветвиться в сторону от материнской ветви, укореняется и обособляется в новый парциальный куст, который начинает стелиться по склону и ничем не отличается от материнского.

Стареющие парциальные кусты мной не обнаружены. Соседние ветви кустов соприкасаются друг с другом, переплетаются.

Стелющиеся по склону стланцы качественно отличаются от прямостоячих деревьев укоренением стволов и существованием в вегетативно подвижном состоянии. Доминирование этой формы роста говорит об ее устойчивом положении в биоценозе.

В онтогенезе стланца выделяются только 2 этапа:

I — рост, формирование первичного ствола стланца, прохождение 1-й, 2-й и частично 3-й фаз морфогенеза. Первый этап полностью совпадает с таковым прямоствольного дерева;

II — стабилизация, равновесие роста и отмирания. Формирование и рост вегетативно-подвижного парциального куста. На этой фазе развитие задерживается. Парциальные кусты не стареют.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

Рододендрон Фори в Сихотэ-Алинском заповеднике имеет две экобиоморфы: прямоствольное дерево и стланец. В онтогенезе дерева идет усложнение системы побегов. Система первичной оси живет в течение всего онтогенеза, дополняясь системами, нарастающими из спящих почек — системами побега дополнения и системами побега формирования.

Ветви — основная единица морфогенеза. В онтогенезе одни ветви замещаются новыми, более сложными. Ствол рододендрона, хотя и выглядит единым целым, составлен из замещающих боковых побегов.

В начале онтогенеза фазы последовательно следуют одна за другой. Идет построение дерева. Одновременно с продолжающимся ростом начинаются и другие жизненные процессы. В конце онтогенеза преобладает старение, но дерево продолжает функционировать.

По мере усложнения функций дерева одна фаза наслаивается на другую, что отражается на его внешнем облике.

Первые фазы у дерева и у стланца идут одинаково. Но потом из-за полегания и укоренения у стланца процессы роста и отмирания стабилизируются. Стланец в отличие от дерева не стареет, так как за растущими частями все время появляется новая придаточная корневая система.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П. (1968). Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Голицын С. В. (1939). Шкэриани — кустарниковые фитоценозы влажных лесистых гор Аджарии. Тр. Воронежск. гос. унив., II, 2. — Долуханов А. Г. (1969). Буковые леса Западного Закавказья с подлеском восточной калины. Пробл. бот., 9. — Колесников Б. П. (1938). Растительность восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня. Тр. Сихотэ-Алинск. гос. заповедн., I. М. — Мазуренко М. Т., А. П. Хохряков. (1977). Структура и морфогенез кустарников. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Флягина И. А. (1972). *Rhododendron fauriei* Franch. в Сихотэ-Алинском заповеднике. Бюлл. ГБС АН СССР, 85. — Хохряков А. П., М. Т. Мазуренко. (1968). Типы побегов и их эволюция у жимолостных. Бюлл. ГБС АН СССР, 70. — Шеметова Н. С. (1970). *Rhododendron fauriei* Franch. — новый вид для материковой части Дальнего Востока. Бот. ж., 55, 4. — Temple A. (1977). *Ericaceae*: polymorphisme architectural d'une famille des regions temperées et tropicales d'altitude. C. R. Acad. Sc. Paris, 284, 3, ser. D, 163.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 4 XI 1977.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.657.2 (571.642)

В. П. Мишуров

POLYGONUM ITURUPENSE MISCHUROV (*POLYGONACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ИЗ САХАЛИНСКОЙ ОБЛАСТИ

V. P. MISHUROV. *POLYGONUM ITURUPENSE* MISCHUROV (*POLYGONACEAE*) — A NEW SPECIES FROM SAKHALIN DISTRICT

Описан новый вид *Polygonum iturupense* Mischurov (*Polygonaceae*) из Сахалинской области.

Многие крупнотравные из рода *Polygonum* L. вводятся в культуру с целью использования надземной массы на корм скоту или для получения дубильных веществ из корней (Чевренpara, 1961; Соколов, 1963; Моисеев и др., 1963; Мишуров, Рубан, 1973, и др.). К таким растениям относится горец Вейриха *Polygonum weyrichii* Fr. Schmidt. Урожай надземной массы этого растения во многих районах страны достигает 500—700 ц/га и характеризуется высокими кормовыми качествами. Наряду с этим в корнях растения накапливается много (до 25% от сухого веса) дубильных веществ, что дает возможность использовать его в качестве промышленного сырья.

Горец Вейриха характеризуется большой внутривидовой изменчивостью. С целью изучения полиморфизма этого вида в 1971, 1973 и 1978 гг. нами были организованы экспедиции в места его естественного произрастания на территории Сахалинской обл., где был собран посадочный и посевной материал. В процессе изучения коллекции было установлено, что растения, собранные на о. Итуруп, резко отличаются от *P. weyrichii*. Сравнение их с гербарным материалом, а также с коллекцией на питомнике показало, что перед нами хорошо обособленный, устойчивый в основных признаках новый вид горца. *P. weyrichii* в районе распространения нового вида мы не встречали.

Polygonum iturupense Mischurov sp. nov. (sect. Pleuropterus (Turcz.) Benth.

Planta perennis, rhizomate ramoso sublignescente, fructifera diffuse frutescens. Caulis erectus, 80—140 cm alt., herbaceus, viridis, cylindricus, nodosus, levis, glaber, inter nodos sulco notatus. Folia infima orbicularia, 1.2 plo latiora quam longa, media acuminato-ovata, in triente inferiore latissima, plerumque 20 cm lg., ca 16 cm lt., versus apicem ramorum oblongo-ovata, omnia basi subattenuata, supra atro -viridia, levia, glabra, subtus pallide viridia, glabra, rarius sub lente pilis solitariis obsita, margine vix pubescentia. Ochreae inferiores (in seriebus 2—3 inferioribus sitae) sat succosae, aphyllae, dein membranaceae, basi pilosiusculae. Petioli foliorum canaliculati, in parte basali dilatati, ad apicem caulis breviores, sed folia numquam sessilia. Inflorescentia paniculata, magna, 10—25 cm lg., semicompressa. Petala 5, viridula, suborbicularia. Stamina 8. Ovarium triquetrum, stylo trifido, stigmatibus capitatis. Fructus 7—8 mm lg., 4—5 mm lt., immaturi virides, rarius rubescentes, maturi fusci vel pallide brunnei; nucula pallide vel atro-brunnea.

Typus. Specimen n° 1 (2 VIII 1977, V. P. Mischurov) in Statione experimentali Instituti biologici Komi filiae Academiae Scientiarum URSS in p. Vilgort prope urb. Syktyvkar enatum e seminibus a V. P. Mischurov in regione Sachalinensi, in ins. Iturup prope lac. Kujbyschevskoje 16 VIII 1973 lectis (LE).

Affinitas. Species nostra a *Polygono weyrichii* Fr. Schmidt, cui affinis est , foliis atro-viridibus glabris minoribus necnon petalis virescentibus differt.

Habitatio. Insulae Iturup et Schikotan, in detritis arenosis et schistosis ad ripas fluviorum lacuumque, in terrassis litoralibus et pratis inundatis.

Многолетнее растение с ветвистым слегка древеснеющим корневищем, в фазе созревания плодов в виде раскидистого куста. Стебель прямостоячий, 80—140 см выс., травянистый, зеленый, цилиндрический, узловатый, гладкий, голый, от места прикрепления листа до следующего узла проходит бороздка. Листья нижнего яруса округлые, с отношением 1 : 1.2, среднего — заостренно-яйцевидные, с наибольшей шириной листа в нижней трети, большей частью 20 см дл. и около 16 см шир., ближе к верхушке ветвей листья продолговато-яйцевидные, все у основания листа слабо оттянуты, сверху темно-зеленые, гладкие, голые, снизу — светло-зеленые, голые, реже с отдельными волосками (под лупой), по краю слегка опушенные. Раструбы нижних первых двух-трех ярусов сравнительно сочные, безлистые, далее перепончатые, у основания скудно волосистые. Черешки листьев желобчатые, у базальной части расширенные, длина их к верхушке стебля уменьшается, но листья не переходят в сидячие. Соцветие — крупная метелка 10—25 см дл., полусжатая. Лепестков 5, зеленоватой окраски, слегка округлых. Тычинок 8. Завязь трехгранная, с трехраздельным столбиком и головчатыми рыльцами. Плоды 7—8 мм дл. и 4—5 мм шир., незрелые — зеленые, реже красноватые, зрелые — бурые или светло-коричневые; орешек от светло- до темно-коричневого цвета.

Тип. Гербарный экземпляр № 1 (2 VIII 1977, В. П. Мишуров), выращенный на Опытной станции Института биологии Коми филиала АН СССР в с. Вильгорт близ г. Сыктывкар из семян, собранных В. П. Мишуровым в Сахалинской обл., на о. Итуруп, близ оз. Куйбышевское, 16 VIII 1973 (LE).

Паратипы (paratypi). Гербарные экземпляры №№ 4, 27, 29, 30 (1977, В. П. Мишуров), выращенные там же (см. выше) из семян, собранных В. П. Мишуровым в Сахалинской обл., на островах Итуруп и Шикотан в 1973 г. (LE).

Родство. От близкого вида *Polygonum weyrichii* Fr. Schmidt хорошо отличается отсутствием опушения, темно-зеленой окраской листьев и их меньшим размером, зеленоватой окраской лепестков цветка.

Обитает на островах Итуруп и Шикотан на песчаных и щебнистых осыпях берегов рек, озер, морских террас и пойменных лугов. Обладает более мезофитной экологией по сравнению с *P. weyrichii*.

Автор выражает благодарность И. А. Линчевскому за консультацию по вопросам ботанической номенклатуры.

ЛИТЕРАТУРА

Мишуров В. П., Г. А. Рубан. (1973). К вопросу о содержании дубильных веществ в корнях шести-десятилетнего горца Вейриха. В кн.: Прикладная ботаника и интродукция растений. М. — Моисеев К. А., П. П. Вавилов, В. А. Космортов, Е. С. Болотова. (1963). Новые перспективные силосные растения в Коми АССР. — Соколов В. С. (1963). Состояние научно-исследовательских работ по дубильным растениям и перспективы их развития. В кн.: Вопросы изучения и использования дубильных растений в СССР. М.—Л. — Чевренидиди С. Х. (1961). Основные итоги работ по изучению тарана дубильного *Polygonum coriarium* Grig. Тр. Ташкент. инст., 187, биол. науки, 38.

Институт биологии
Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 3 III 1978

УДК 58 (571.1/.5)

М. М. Иванова

НАХОДКИ ВО ФЛОРЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ [1]

M. M. IVANOVA. FINDS IN THE FLORA OF CENTRAL SIBERIA

Уточняется распространение в Центральной Сибири ряда видов, относящихся к семействам *Polygonaceae*, *Hydrophyllaceae Boraginaceae*. Описываются один новый для науки вид и две новые разновидности.

В данной работе мы использовали коллекции Гербария имени М. Г. Попова (Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР, г. Иркутск). Кроме того, были просмотрены материалы Гербария Ботанического института имени В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. По семейству *Polygonaceae* учтена также коллекция В. И. Смирнова, хранящаяся в Иркутском государственном университете.

Семейство *Polygonaceae*

1. *Rumex gmelinii* Turcz. ex Ledeb. Встречается преимущественно в Забайкалье. Западная граница ареала этого вида нуждается в уточнении. Н. С. Турчанинов, на которого ссылается М. Г. Попов (1959, с. 834), приводит данный вид для с. Култук на южной оконечности оз. Байкал и из окрестностей г. Иркутска, а во «Флоре Забайкалья» (1937, с. 352) этот вид указан даже для Саян. Попов (1959, с. 834) считает, однако, что образцы из этих мест относятся к другому близкому виду — *R. protractus* Rech. f. — и намечает западную границу *R. gmelinii* лишь к востоку от оз. Байкал. Наиболее западный из цитируемых им образцов происходит из Кяхтинского р-на Бурятской АССР.

Ряд приведенных ниже экземпляров *R. gmelinii* позволяет отнести достоверную западную границу ареала этого вида по крайней мере до западной оконечности оз. Байкал, а на северо-востоке — до верховьев р. Лены.

Иркутская обл., Качугский р-н, р. Чанчур — приток р. Лены, 1911, П. Александров. Хр. Хамар-Дабан, р. Шубутуй — приток р. Утулик, 1100 м над ур. м., на сырых камнях, одетых мхом, по берегу реки, 1962, № 752, М. Иванова. Саяно-Джидинское нагорье: с. Енгорбой, у источника, 1957, М. Иванова; с. Санага на р. Цакир, 1925, В. Смирнов; с. Далахай и с. Утаты, 1973, Л. Новак. Оз. Байкал: южное побережье, Шаманский мыс между Култуком и Слюдянкой, 1876, Ксенжопольский; юго-западное побережье, с. Б. Коты, заболоченный исток ручья, 1963, № 296, Н. Лебединова. Тункинская долина: дер. Быстрая, 1902, И. Бородин; с. Тунка, 1902, Н. Сорокин; с. Торы, урочище Далахай, 1931, В. Смирнов.

2. *R. graminifolius* Lamb. Подлежит исключению из состава флоры Центральной Сибири. Тот факт, что этот вид указан для Икатского хребта (Водопьянова и др., 1972, с. 83), основан на неверном определении образцов, имеющих простые, без боковых долей листья, как у *R. graminifolius*. Корни этих растений ползучие, тонкие, выпускающие корневые отпрыски, как это свойственно *R. acetosella*. Вообще *R. acetosella* L. не всегда имеет боковые доли у основания листьев и при разделении двух названных видов этому признаку не следует придавать большого значения.

3. *Polygonum alopecuroides* Turcz. ex Meissn. Г. А. Пешкова (1972, с. 52) отмечает распространение этого вида во всех районах Центральной Сибири, где есть степи. Ею указывается для тех же районов var. *attenuatum* (V. Petrov ex Kom.) Serg., приуроченная к более влажным местообита-

[1] Сообщение I по данной теме см.: Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, вып. 2, 1977.

ниям. Нам удалось уточнить особенности распространения этой и типовой разновидностей у северной и западной границ их ареалов.

Var. *alopecuroides* с узкими, совершенно голыми снизу листьями обычна в Южном Забайкалье и доходит на западе и северо-западе до Маломорского побережья оз. Байкал, южной части Среднесибирского плоскогорья, а также до верховьев р. Джиды и Тункинской долины, но отсутствует, по-видимому, на северном Байкале и хребте Хамар-Дабан.

Var. *attenuatum*, отличающаяся более широкими (до 5—8 мм), снизу густо и мелко опушенными листьями с мало завернутым краем, встречается в тех же районах, что и var. *alopecuroides*, а иногда даже в одних и тех же местообитаниях. В Тункинской долине, верховьях р. Джиды и на юге Среднесибирского плоскогорья имеются промежуточные формы с более широкими, но не опушенными снизу листьями.

За пределами названных районов — в центральной части Среднесибирского плоскогорья, в Чарской котловине, а также в высокогорьях Хамар-Дабана, Восточного Саяна и Баргузинского хребта — встречается, по-видимому, только var. *attenuatum*.

Приведем местонахождения названных разновидностей у западного и северо-западного пределов распространения.

Var. *alopecuroides*. Оз. Байкал, Ольхонский р-н: дер. Усть-Анга, 1966, № 1197, Г. Пешкова и Л. Лысенко; мыс Ото-Хушун, 1954, М. Талалаева. Среднесибирское плоскогорье, дер. Базой, 1957, Г. Пешкова. Верховья р. Джиды: урочище Шарталагой, с. Санага, 1925, В. Смирнов; долина р. Цакир, с. Санага, 1925, он же. Тункинская долина: курорт Аршан, 1926, В. Смирнов; урочища Шинай, Бутунгун, Дагахай, 1926, он же; дер. Зун-Мурин, 1959, В. Бусик и В. Лощилова.

Var. *attenuatum*. Иркутская обл.: Нижне-Илимский р-н, с. Игнатьево, 1961, Н. Лебединова; Качугский р-н, долина р. Гульма, 1962, Артемьева. Оз. Байкал: юго-западное побережье, ст. Маритуй, 1973, Е. Артамонова; пос. Листвениичное, 1951, Л. Бардунов; бухта Бакланья близ Песчаной, 1915, И. Ларин; дер. Бугульдейка, 1963, № 685, Н. Водопьянова; дер. Сарма, 1951, М. Попов и Л. Бардунов; о. Ольхон, дер. Хадай, 1966, Г. Пешкова и Г. Петроченко; дер. М. Кочериков, 1966, № 2337, Г. Пешкова. Тункинская долина: курорт Аршан, 1925, В. Смирнов; р. Зун-Мурин, 1925, он же; с. Монды, 1936, он же; там же, 1966, Г. Пешкова; дер. Тунка, р. Ахалик, 1966, Г. Пешкова и Л. Лысенко; пос. Кырен, 1966, они же. Восточный Саян: р. М. Буготой, 1922, В. Смирнов; метеостанция Ильчир, 1937, он же; р. Урик, гора Чертова, 1959, Ю. Кривотуленко; хр. Окинский, р. Обтой, 1960, Л. Малышев и З. Беспалова; хр. Удинский, р. Кара-Бурень, 1961, они же. Хр. Хамар-Дабан: с. Удульга на р. Снежная, 1936, А. Фетисов; р. Солбак — приток р. Утулик, 1962, № 1777, М. Иванова; р. Мишиха, 1963, № 1793, она же. Хр. Баргузинский, р. Прав. Улюн, 1965, № 2454, М. Иванова. Чарская котловина, междуречье р. Ункур и р. Кемен (правые притоки р. Чара), 1964, А. Гаращенко.

4. **P. angustifolium var. pilosum M. Ivanova var. nova.** — Folia, ochrae et caules inferne pilis longis tenuibus patentibus tecti.

Typus: regio Chita, districtus Aginsky, pagum Kunkur, in steppa filifoliosa, 17 VII 1966, A. Zarubin. In Herbario nomine M. G. Popovi (IRK) conservatur.

Листья, раструбы и стебли в нижней части покрыты длинными тонкими отстоящими волосками. Встречается в Восточном Забайкалье, растет иногда совместно с типовой разновидностью.

Читинская обл.: Агинский р-н, с. Кункур, нителистниковая степь, 17 VII 1966, А. Зарубин, Гербарий им. М. Г. Попова, Иркутск (тип!); там же, 20 VI 1966, А. Зарубин; Оловяннинский р-н, дер. Единение, правая пойменная терраса р. Онон, 3 VII 1961, А. Зарубин; р. Ага, дер. Цаган-Олуй, степной склон, 6 VI 1964, Г. Пешкова и Л. Овчинникова.

5. **P. chlorochryseum M. Ivanova sp. nova.** Caulis crassus (ad 0.8 cm), 30—40 cm alt., ad basin ramosus, ramis simplicibus, pilis semipatentibus dense pubescentibus. Ochrae longe pilosae. Folia oblongo-lanceolata, 5—7 cm lg. et 1.2—2 cm lt. (in parte superiore caulis oblonga, minora), marginibus recurvatis, ad basin anguste cuneata, fere sessilia. Folii facies inferior chlorochrysea (flavido-viridis), pilis copiosis setosisque, praecipue in marginibus involutis et folii nervis; facies superior atrovirens, pilis sparsis setosis. Setae omnes in tuberculis insertae sunt, propter folia quasi punctata. Paniculae in finibus caulis principalis et ramorum plurimae, angustae, pauce ramosae. Racemi ad basin foliis oblongis. Perigonium flavum. Nucula e perigonio non eminens.

T y p u s: regio Chita, depressio Chara, locus Peski prope pagum Chara, 1 VIII 1964, fl., A. Garasczenko. In Herbario nomine M. G. Popovi (IRK), isotypus in Herbario Inst. Bot. Acad. Sci. URSS (LE) conservantur.

A f f i n i t a s. A *P. ripario* Georgi (*P. laxmannii* Lepech.) folii facie inferiore chlorochrysea, ramificatione pauca et plantae omnis statura majore differt.

Стебель толстый (до 0.8 см), 30—40 см выс., от основания с простыми ветвями, густо опушенными полуотстоящими волосками. Раструбы длинноволосистые. Листья продолговато-ланцетные, 5—7 см дл. и 1.2—2 см шир. (в верхней части стебля продолговатые, более мелкие), с завернутыми вниз краями, при основании узкоклиновидные, почти сидячие. Нижняя сторона листа зелено-золотистая (желтовато-зеленая), с обильными щетинистыми волосками, особенно по завернутому краю и жилкам листа; верхняя сторона темно-зеленая, с редкими щетинистыми волосками. Все щетинки сидят на бугорках, отчего листья кажутся точечными. Метелки на концах главного стебля и ветвей многочисленные, узкие, мало ветвистые. Кисти с продолговатыми листьями у основания. Околоцветник желтый. Орешек не выставляется из околоцветника.

Т и п: Читинская обл., Чарская котловина, урочище Пески вблизи пос. Чара, 1 VIII 1964, цв., А. Гаращенко. Гербарий им. М. Г. Попова (Иркутск), изотип в Гербарии БИН АН СССР (Ленинград).

Р о д с т в о. От *P. riparium* Georgi (*P. laxmannii* Lepech.) отличается зелено-золотистой нижней поверхностью листа, слабой ветвистостью и большей мощностью всего растения.

П а р а т и п ы: Чарская котловина, урочище Пески, 4 IX 1966, цв. и незрел. пл., №№ 814 и 815, Н. Водопьянова.

6. *P. divaricatum* L. Характерен для южного Забайкалья. Как заносное встречается вдоль железной дороги на юго-восточном побережье Байкала — у станций Слюдянка, Утулик, Солзан, Танхой и у ст. Тыреть Заларинского р-на Иркутской обл. Приводим другие, не известные ранее местонахождения у северной и западной границ распространения, где это растение также является заносным.

Ч а р с к а я к о т л о в и н а, оз. Б. Нуксугун, разнотравно-злаковая залежь, 1963, А. Гаращенко. Оз. Б а й к а л: юго-западное побережье, ст. Маритуй, ж.-д. насыпь, 1974, М. Иванова; северо-западное побережье, мыс Шартлай, около зимовья, вместе с сорняками, 1973, Т. Макрый.

Семейство *Hydrophyllaceae*

7. *Phacelia tanacetifolia* Benth. Североамериканское растение, возделываемое в Евразии как медонос. Встречается как сорное на лугах, в посевах и на огородах.

И р к у т с к а я обл.: левый берег р. Ангары, в 40 км ниже устья р. Белая, люцерново-мятликовый луг, 1963, А. Лошакова; пос. Базой, в посевах, 1964, Н. Водопьянова. Б у р я т с к а я АССР; г. Селенгинск, р. Селенга, у дорожек плодово-ягодного питомника, 1951, М. Рещиков; г. Улан-Удэ, р. Селенга, 1963, Г. Пешкова и Н. Тарасова.

8. *Mertensia stylosa* (Fisch.) DC. Показана для Восточного Саяна, Хамар-Дабана и в последнее время для гор Южной Даурии. Два изолированных местонахождения отодвигают известную границу распространения этого вида на северо-восток.

Иркутская обл., бассейн верховьев р. Лены: с. Бирюлька, 1911, П. Александров; р. Кривой Ручей и р. Нюча, 1910, Н. Кузнецов. Чарская котловина: гора Зарод, лесной пояс, 900 м над ур. м., на щебнистой осыпи, 1964, № 10, Л. Малышев и Ю. Петроченко; там же на щебнистом берегу озерка, близ лиственничного леса, 1967, № 245, Н. Водопьянова.

Образцы из Чарской котловины относятся к var. *angustifolia* Malysch.; отличаются они узколанцетными листьями, которые напоминают листья *M. davurica* (Sims) G. Don f.

9. *M. davurica* (Sims) G. Don f. Вопреки представлению Попова (1959, с. 610) о широком распространении этого вида в Восточном Саяне несомненные образцы его оказались преимущественно из Забайкалья (Читинская обл. и Бурятская АССР).

Образцы из Чарской котловины встречаются совместно с *M. stylosa* и характеризуются некоторыми морфологическими признаками последней: листья их широкие, ланцетные, заостренные, а не линейные, как у типичной *M. davurica*.

Приводим местонахождения у северо-западной и северной границ ареала этого вида.

Оз. Байкал, юго-западное побережье, мыс Ото-Хушун, 1951, И. Андреева. Бассейн р. Джиды: дер. Харацай, луг по долине р. Аршан, 1965, № 763, Г. Пешкова и А. Скуденкова; дер. Бур-Цакир, луг по р. Цакир, 1965, № 877, они же. Хр. Икатский: долина р. Витимкан, лесной пояс, 1280 м над ур. м., заросли кустарниковой березки на речном склоне, 1965, №№ 1221 и 1233, М. Иванова; там же, 1350 м над ур. м., 1965, № 1157, она же. Чарская котловина, гора Зарод, лесной пояс, 900 м над ур. м., на щебнистом склоне, 1964, № 17, Л. Малышев и Ю. Петроченко.

10. *Myosotis kryolovii* Serg. Вид, близкородственный европейской незабудке *M. sylvatica* Hoffm. Встречается в Западной Сибири. Для Центральной Сибири приводится ряд изолированных местонахождений с Байкальского, Баргузинского и Верхне-Ангарского хребтов (Попов, 1959, с. 612; Водопьянова и др., 1972, с. 130), а также предположительно с Саян (Попов, 1959, с. 612). Нами обнаружены образцы со Среднесибирского плоскогорья, хребта Хамар-Дабан и побережья оз. Байкал у подножья этого хребта, где они встречаются в темнохвойных лесах. В условиях влажного климата этот вид поднимается в высокогорья, где он отмечен в долинных высокотравьях, на среднетравных субальпийских лугах, в зарослях кустарников, а также в моховой (аулакомниевой) тундре. Цитируем все известные для Центральной Сибири местонахождения данного вида.

Иркутская обл.: Тайшетский р-н, в 120 км от с. Талое вверх по р. Тагул, 1960, Н. Водопьянова; Осинский р-н, падь Хайгинская, 1955, Г. Пешкова; Балаганский р-н, окр. хр. Погодай, 1909, С. Ганешин; Казачинско-Ленский р-н, с. Карам, 1911, П. Александров; Жигаловский р-н, р. Чикан, приток р. Тутура, 1910, № 895, Н. Кузнецов; р. Келора — приток р. Тутура у устья р. Берея, 1910, №№ 715 и 720, он же; р. Чингилей — приток р. Тутура (перевал), 1960, Л. Малышев и З. Беспалова. Хр. Хамар-Дабан: с. Култук, 1915, Ю. Цинзерлинг; р. Бабха, 1953, Г. Галазий; р. Утулик, 1963, В. Бусик и В. Буркова; р. Подкомарка — приток р. Б. Быстрая, 1962, № 245, М. Иванова; р. Шубутуй — приток р. Утулик, 1962, №№ 794, 836, М. Иванова и Е. Ильязова; метеостанция «Хамар-Дабан», склон к р. Подкомарка — притоку р. Б. Быстрая, 1962, № 204, они же; седловина между оз. Б. Патовое и р. Харнахойтуй — притоком р. Снежная, 1962, № 1408, М. Иванова и В. Гончиков. П-ов

С в я т о й Н о с, ручей Маркова, 1916, № 298, И. Ларин и Г. Каневский. Хр. Б а й к а л ь с к и й, р. Молокон, 1955, Л. Бардунов и В. Каплин; р. Черемшаная, 1955, М. Попов и Л. Бардунов; гора Черского, 1967, Л. Малышев и Е. Титов. Хр. Б а р г у з и н с к и й: р. Кудалды, 1939, № 54, И. Корнеев; перевал из р. Лев. Керма в р. Тополья, 1963, Л. Лагутская; р. Ульзыха — приток р. Баргузин, 1965, №№ 1727 и 1787, М. Иванова; р. Шумилиха, 1954, Л. Бардунов; р. Томпуда, 1966, № 1389, Л. Малышев и Е. Титов. Хр. В е р х н е - А н г а р с к и й: р. Лев. Мама, 1966, № 1251, Л. Малышев и Е. Титов; р. Аскита — приток р. Лев. Мама, 1972, Рапота; р. Чая, 1966, № 770, Ю. Петроченко. Хр. И к а т с к и й (северная оконечность), верховья р. Джирга — притока р. Баргузин, у перевала к р. Ципа, 1914, № 178, М. Короткий и З. Лебедева.

11. *Eritrichium sericeum* (Lehm.) DC. Известен в южной части Среднесибирского плоскогорья и на северо-западном побережье оз. Байкал (Попов, 1959, с. 616). На северо-западном побережье Байкала типичные экземпляры этого вида собраны лишь из северной части. Другие образцы, цитированные Поповым (1959, с. 616), следует отнести к *E. sajanense* (Malysch.) Sipl. (р. Ледяная и мыс Шартла), а растения с мыса Черемшаного и с гольцов против бухты Болсодей имеют признаки как *E. sericeum*, так и *E. sajanense*: орешки с кольцом из длинных реснитчатых шипиков по краям скудно опушенной спинной площадки, как у *E. sericeum*), однако листья тупые, скудно опушенные, а соцветия — мало удлиняющиеся после цветения, как у *E. sajanense*.

Приводим новое местонахождение *E. sericeum* у юго-западной окраины его ареала и достоверные образцы с оз. Байкал.

Т у н к и н с к а я д о л и н а, курорт Аршан, степной карбонатный склон, 1955, М. Иванова. Оз. Б а й к а л: ст. Байкал у истока р. Ангары, на скалах, 1909, С. Ганешин; там же, падь Баранчик (год неизвестен), Н. Витковский; северо-западное побережье, с. Байкальское, 1955, Л. Малышев; там же, мыс Берла, 1974, Т. Макрый.

С северо-западного побережья оз. Байкал имеется еще два гербарных листа незабудочника, описанного М. Г. Поповым (1959, с. 616) как *E. baicalense* M. Popov (descr. ross.). Эти экземпляры можно считать особой разновидностью *E. sericeum* var. *baicalense* M. Ivanova var. nova: nuculae glabrae espinulosae.

Т у р u s: promontorium Kotelnikovsky, in rupibus, 25 VII 1952, M. Popov. In Herbario nomine M. G. Popovi (IRK) conservatur.

Эта разновидность отличается от типовой голыми, лишенными шипиков орешками.

Мыс Котельниковский, на скалах, 25 VII 1952, М. Попов, Иркутск (тип!); мыс Покойники, каменистые склоны в субальпийском поясе, 23 VI 1953, М. Попов.

ЛИТЕРАТУРА

В о д о п ь я н о в а Н. С., М. М. И в а н о в а, Р. Е. К р о г у л е в и ч, Л. И. М а л ы ш е в, Ю. Н. П е т р о ч е н к о. (1972). Высокогорная флора Станового нагорья. — П е ш к о в а Г. А. (1972). Степная флора Байкальской Сибири. — П о п о в М. Г. (1959). Флора Средней Сибири, 2. — Ф л о р а Забайкалья. (1937). вып. 3.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 16 XI 1977.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) : 581.543

В. Н. Нилов

К МЕТОДИКЕ СТАТИСТИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛОВ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ

V. N. NILOV. ON THE METHODS OF STATISTICAL TREATMENT OF THE DATA OF PHOENOLOGICAL OBSERVATIONS

Критически рассматривается предложенная Г. Н. Зайцевым (1974) методика математической обработки данных фенологических наблюдений, переведенных в числа непрерывного ряда.

Основным методом получения информации о сезонной ритмике растительных организмов, без знания которой не может полноценно развиваться ни один раздел ботаники, являются фенологические наблюдения. Особое значение фенология приобретает при интродукционной работе, когда важно знать, происходит ли при переселении растений в новые районы приспособление их ритмов сезонного роста и развития к новым условиям среды или наблюдается тенденция сохранения сезонной ритмики, сформированной на родине в ходе длительной эволюции видов.

Необходимость получения достоверных, хорошо сравнимых результатов фенологических наблюдений побудила исследователей обратиться к методам математической статистики (Зайцев, 1973, 1974).

Для математической обработки результаты фенологических наблюдений в виде фенодат предложено переводить при помощи специальных таблиц в условные числа $x_{усл}$ — числа непрерывного ряда, отсчитываемые с 1 января (Шнелле, 1961) или с 1 марта (Зайцев, 1974), т. е. прибавляя к числовому значению фенодаты x определенного месяца количество дней от начала отсчета до начала этого месяца d

$$x_{усл} = x + d.$$

После этого общепринятыми методами вычисляются основные статистические показатели:

средняя арифметическая

$$M_{усл} = \frac{\Sigma x_{усл}}{N},$$

где N — число наблюдений;

дисперсия

$$\sigma^2 = \frac{\Sigma a_{усл}^2 - \left(\frac{\Sigma a_{усл}}{N}\right)^2}{N-1},$$

где: $a_{усл}$ — отклонение вариант ($a_{усл} = x_{усл} - M_{усл}$);

среднее квадратическое отклонение

$$\sigma = \pm \sqrt{\sigma^2},$$

ошибка средней арифметической

$$m_M = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{N}};$$

коэффициент вариации

$$V_{усл} = \pm \frac{100\sigma}{M_{усл}}.$$

От полученной средней арифметической $M_{усл}$ к средней фенодате M переходят при помощи тех же таблиц, иначе говоря, $M = M_{усл} - d$. Остальные статистические показатели предлагается использовать в том виде, как они получены при обработке.

Действительно, переход на условные числа не искажает истинных значений среднего квадратического отклонения и ошибки средней арифметической, поскольку отклонение вариант в условных числах $a_{усл}$ и в фенодатах a — одно и то же

$$a = x - M = x - M_{усл} + d,$$

$$a_{усл} = x_{усл} - M_{усл} = x + d - M_{усл},$$

$$a = a_{усл}.$$

Однако этого нельзя сказать о коэффициенте вариации, истинное значение которого V всегда будет больше $V_{усл}$

$$V_{усл} = \pm \frac{100\sigma}{M_{усл}} = \pm \frac{100\sigma}{M + d},$$

$$V = \pm \frac{100\sigma}{M}, \quad V > V_{усл}.$$

Сказанное хорошо иллюстрируется примером. Предположим, какие-то сезонные явления произошли в одни и те же числа: 3, 8, 12, 15, 17, 19, 22, 24, 27, 30, но в разные месяцы: в марте, июле, сентябре. Переведя эти фенодаты в условные числа и обработав их статистически по методике Зайцева (1974), получим:

для марта

$M_{усл} = 17.7$, M — 18 марта, $\sigma = \pm 8.48$, $m_M = \pm 2.68$, $V_{усл} = \pm 47.9\%$;

для июля

$M_{усл} = 139.7$, M — 18 июля, $\sigma = \pm 8.48$, $m_M = \pm 2.68$, $V_{усл} = \pm 6.1\%$;

для сентября

$M_{усл} = 201.7$, M — 18 сентября, $\sigma = \pm 8.48$, $m_M = \pm 2.68$, $V_{усл} = \pm 4.2\%$.

Более сравнимые результаты получаются, если определять коэффициент вариации, относя среднее квадратическое отклонение к числу средней арифметической фенодаты, т. е.

$$V = \pm \frac{100\sigma}{M};$$

тогда для этого примера коэффициент вариации для всех месяцев будет равен $V = \pm 47.9\%$.

Для примера, приведенного Зайцевым (1974), варьирование дат зацветания ольхи кустарниковой в Ленинграде будет $V = \pm 51.8\%$, т. е. значительно бо́льшим, чем это определено автором $V = \pm 9.6\%$.

Однако и к вычисленному по средней арифметической фенодате коэффициенту вариации нужно относиться с осторожностью, не делая далеко идущих выводов, так как он определяется не только варьированием фенодат, но и величиной средней арифметической фенодаты, которая имеет совершенно иное значение, чем этот показатель у обычных вариационных

рядов. Для доказательства этого предположим, что в разных географических районах за 11 лет определенная фенофаза наблюдалась с одинаковым варьированием, но в одном районе — в первую половину месяца, пусть 3, 5, 8, 8, 9, 9, 9, 10, 10, 13, 15 мая, а в другом — во вторую половину месяца, пусть 18, 20, 23, 23, 24, 24, 24, 25, 25, 28, 30 мая. Тогда среднеарифметические фенодаты в первом районе — 9 мая, во втором — 24 мая — при одинаковых среднем квадратическом отклонении $\sigma = \pm 3.29$ и ошибке средней арифметической $m_M = \pm 0.99$ будут иметь коэффициенты вариации соответственно

$$V_{\prime} = \pm 36.5\% \text{ и } V_{\prime\prime} = \pm 13.7\%.$$

Таким образом, получаемый при статистической обработке данных фенонаблюдений коэффициент вариации не отражает варьирования фенодат, и его нельзя использовать для суждения о надежности результатов, для выводов о достаточном и необходимом числе лет наблюдений для получения достоверной средней фенодаты.

В целом же предложенная Г. Н. Зайцевым методика математической обработки данных фенологических наблюдений вполне приемлема, дает возможность получения сравнительных данных по фенологии растений, удобна в текущей интродукционной работе при большом количестве объектов, однако в качестве показателя варьирования фенодат может быть использовано только среднее квадратическое отклонение. Эта методика применялась нами для обработки данных фенологических наблюдений за 1969—1977 гг. более чем по 1000 образцов древесных растений коллекции дендрологического сада Архангельского института леса и лесохимии. Обработка производилась на ЭВМ «Наири».

ЛИТЕРАТУРА

З а й ц е в Г. Н. (1973). Методика биометрических расчетов. В кн.: Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. — З а й ц е в Г. Н. (1974). Обработка результатов фенологических наблюдений в ботанических садах. Бюлл. ГБС АН СССР, вып. 94. — Ш н е л л е Ф. (1961). Фенология растений.

Архангельский институт леса и лесохимии.

Получено 10 II 1978.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57)

ПАМЯТИ СЕРАФИМЫ АЛЕКСАНДРОВНЫ МАРКОВОЙ (1899—1977)

T. N. DOBRETSOVA, A. S. KAZANTSEVA. IN MEMORIAM SERAFIMA ALEKSANDROVNA MARKOVA (1899—1977).

9 ноября 1977 г. скончалась Серафима Александровна Маркова, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники Казанского сельскохозяйственного института, действительный член Всесоюзного ботанического общества (с 1946 г.), ветеран труда, много сделавшая для подготовки высококвалифицированных кадров и в разработке теоретических основ агрофитоценологии.

Серафима Александровна Маркова родилась в семье ремесленника в г. Макарьеве Костромской губернии 6 июля 1899 г. В 1913 г. С. А. поступила в Макарьевскую женскую гимназию и в 1917 г. закончила ее с золотой медалью. С 1918 по 1920 г. работала учительницей в сельской школе; в 1920 г. уехала в Казань и поступила в Казанский институт сельского хозяйства и лесоводства на агрономический факультет, который успешно закончила в 1924 г. После окончания института Серафиме Александровне была присвоена квалификация агронома.

Учеба и работа под руководством профессоров Ф. В. Чирикова, читавшего курс земледелия, и А. Я. Гордягина — выдающегося геоботаника, основоположника Казанской геоботанической школы, определили дальнейшее направление работ С. А. Марковой.

Все ее работы независимо от объекта исследований отличает стремление понять и вскрыть основные биологические закономерности, определяющие характер взаимоотношений растений в растительных сообществах, что имеет исключительно большое значение для понимания закономерностей организации и устойчивости растительных сообществ.

В 1925 г. С. А. проводит исследование крестьянских бюджетов по линии статистического управления Татарской АССР. В 1926—1928 гг. на базе Усадского лугового опытного поля Казанской сельскохозяйственной опытной станции Серафима Александровна исследовала влияние пастьбы и покоса на растительность и почву торфянистого луга. В 1930 г. она проводила большую работу в качестве начальника отряда экспедиции по инвентаризации кормовых угодий Татарии. Таким образом, работа этого периода была тесно связана с запросами практики сельского хозяйства и одним из важнейших ее итогов явилась кандидатская диссертация на тему «Продуктивность различных типов пастбищ Татарии», успешно защищенная Серафимой Александровной в Казанском государственном университете в 1943 г.

В течение 1946—1948 гг. С. А. Маркова принимала активное участие в комплексной экспедиции кафедры ботаники Казанского государственного университета по изучению флоры и растительности пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР. По материалам этой экспедиции были опубликованы ее основные работы: «Злаки поймы рек Волги и Камы», «О средообразующей роли луговых злаков», «О путях взаимного влияния конского щавеля (*Rumex confertus* Willd.) и некоторых луговых злаков в искусственно созданных смешанных посевах».

Выйдя на пенсию, С. А. продолжала активно работать. С 1965 г. она включилась в исследования агрофитоценозов ТАССР, проводимые кафедрой ботаники Казанского государственного университета. Особенно много внимания она уделила биологии желтушника левкойного и роли его в сложении агрофитоценозов. Итогом этих кропотливых исследований явились 10 статей, опубликованных ею в разных изданиях, и ряд выступлений на всесоюзных конференциях.

У Серафимы Александровны было много учеников. Работать с ней было не всегда легко, но необычайно интересно. Одновременно с научной С. А. Маркова проводила и большую педагогическую работу в Казанском сельскохозяйственном институте. Среди студентов и в профессорско-преподавательском коллективе она всегда пользовалась заслуженным авторитетом. С. А. активно участвовала и в общественной жизни института. В 1947, 1950 и 1953 гг. избиралась депутатом райсовета, в 1955 г. — депутатом Казанского городского Совета депутатов трудящихся.

Серафима Александровна была активнейшим членом Казанского отделения ВБО и много раз выступала на его заседаниях с докладами.

Многолетняя безупречная работа С. А. Марковой была высоко оценена правительством СССР: она была награждена орденом Трудового Красного Знамени и двумя медалями.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ С. А. МАРКОВОЙ

1930. Опыты с травосмесями на лугах. (Из работ Усадского лугового опытного поля). Бюлл. № 19. Изд. Верхне-Волжск. обл. с.-х. опыт. ст. Казань : 3—38. (Совместно с П. А. Трухиным).

1932. Влияние пастьбы и покоса на растительность и почву торфянистого луга. В кн.: За социалистическое животноводство. Казань : 273—312.

1936. К характеристике ботанического состава сенов Татарии (кафедра ботаники и луговодства КСХИ). Изв. Казанск. с.-х. инст., Казань : 75—111.

1938. Продуктивность некоторых типов пастбищ Татарии и влияние выпаса на экологические условия пастбищного травостоя. Тр. Казанск. с.-х. инст., Казань : 209—232.

1942. Сбор семян дикорастущих злаков. Татгосиздат, Казань : 3—12.

1947. К вопросу об изучении отавности луговых растений. Тр. Казанск. с.-х. инст., Казань : 155-168.

1951. Кормовые растения поймы как источник семенного материала для травосеяния и как важный фонд форм для селекции многолетних трав. Тр. общ. естествоиспыт. при КГУ, т. 111, кн. 7, Казань : 45—49.

Материалы к вопросу о качестве семян дикорастущих луговых злаков. Тр. Казанск. с.-х. инст., Казань : 49—63.

1953. Основные сведения из жизни растений. Гл. III. В кн.: Основы агротехники. Татгосиздат, Казань : 52—75.

Семенная продуктивность дикорастущих луговых злаков. Тр. общ. естествоиспыт. при КГУ, т. 113, кн. 1, Казань : 63—75.

1955. Злаки поймы рек Волги и Камы. Уч. зап. КГУ, т. 115, кн. 1, Казань : 307—390.

О средообразующей роли луговых злаков. Тр. общ. естествоиспыт. при КГУ, т. 115, кн. 8, Казань : 115—141.

Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР. Флора злаков. Уч. зап. КГУ, т. 115, кн. 1, Казань : 46—55.

1956. Злаки поймы и их использование при реконструкции кормовой базы. Тр. Казанск. с.-х. инст., вып. 35, Казань : 151—162.

К вопросу о влиянии растений друг на друга в растительном сообществе. Уч. зап. КГУ, т. 116, кн. 14, Казань : 83—97.

1957 Изучение дикорастущих кормовых злаков в полевых условиях при разных сроках сева. Тр. Казанск. с.-х. инст., вып. 36, Казань : 350—382.

1961. Опыт изучения взаимоотношений некоторых луговых злаков со щавелем конским (*Rumex confertus* Willd.). Бот. журн., т. 46, вып. 1 : 82—90. (Совместно с М. В. Марковым).

1962. Опыт экспериментального изучения взаимоотношений конского щавеля и некоторых луговых злаков. Тез. докл. науч. конф. по вопросам экспериментальной геоботаники (Казань, 1962 г.). Изд. КГУ, Казань : 40—42.

1964. Луга и методика их изучения. (Приемы исследования естественных кормовых угодий совхозов и колхозов Татарии). Изд. КГУ, Казань : 1—290. (Совместно с М. В. Марковым).

О путях взаимного влияния конского щавеля (*Rumex confertus* Willd.) и некоторых луговых злаков в искусственно созданных смешанных посевах. В кн.: Взаимоотноше-

ния растений в растительном сообществе. Изд. КГУ, Казань : 199—244. (Совместно с М. В. Марковым).

1965. К вопросу о причинах самоизреживания многолетних травянистых растений в одновидовых сообществах (зарослях). В кн.: Экспериментальная геоботаника. Изд. КГУ, Казань : 253—263.

1967. Некоторые результаты изучения внутривидового разнообразия конского щавеля (*Rumex confertus* Willd.) в чистых его насаждениях. Тез. докл. I Межвуз. совещ. по вопросам агрофитоценологии. Изд. КГУ, Казань : 80—83.

1968. Изучение полового диморфизма растений конского щавеля в чистых его насаждениях. Сб. кратк. сооб. (ботаника, почвоведение). Изд. КГУ, Казань : 30—34.

Опыт экспериментального изучения причин самоизреживания многолетних травянистых растений в одновидовых сообществах. Пробл. бот., X. Вопросы экспериментального изучения растительного покрова. «Наука», Л. : 74—85.

1969. Некоторые результаты изучения внутривидового разнообразия конского щавеля (*Rumex confertus* Willd.) в чистых его насаждениях. Матер. I Межвуз. совещ. по вопросам агрофитоценологии. Изд. КГУ, Казань : 38—47.

О популяционном составе желтушника левкойного в разных агрофитоценозах. Тез докл. Всес. совещ. по изучению взаимоотношений растений в фитоценозах. Минск : 217—219.

1971. Влияние фитоценотической среды на рост и развитие желтушника левкойного (*Erysimum cheiranthoides* L.). Бюлл. МОИП, отдел биол., 5, М. : 86—94.

О популяционном составе желтушника левкойного. Вопросы агрофитоценологии. Изд. КГУ, Казань : 75—100.

1972. Экспериментальные исследования влияния овса на рост и развитие желтушника левкойного. Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Вып. 3, «Наукова думка», Киев : 66—68.

1974. Биологические особенности семян желтушника левкойного (*Erysimum cheiranthoides* L.) в связи с условиями произрастания материнских растений. Сб. Ульяновск. пед. инст. «Вопросы биологии семенного размножения». Ульяновск : 125—138.

К вопросу об экологических и биологических особенностях желтушника левкойного (*Erysimum cheiranthoides* L.). Юбилейный сб. КСХИ «Наука сельскохозяйственному производству». Татгосиздат, Казань : 53—57.

1975. Роль желтушника левкойного (*Erysimum cheiranthoides* L.) в агрофитоценозах озимой ржи по чистым и занятым парам. В кн.: Агрофитоценотическое исследование паров как предшественников озимой ржи. Изд. КГУ, Казань : 74—97.

1976. Влияние условий перезимовки на всхожесть семян желтушника левкойного и развитие вырастающих из них растений. Бюл. МОИП, отдел биол., 5. М. : 108—111.

Рост и развитие желтушника левкойного в агрофитоценозах в зависимости от удаления его особей от культурных растений. Матер. конф. «Структура и динамика растительного покрова», посвященной памяти проф. А. А. Уранова. «Наука», М. : 108—109.

Сравнительное изучение желтушника левкойного, выросшего из семян перезимовавших и яровых растений. Бюлл. МОИП, отдел биол., 2. М. : 109—117.

1977. Характер и пути влияния овса и гороха на желтушник левкойный в зависимости от размещения его особей по отношению к культурному растению. В кн.: Культурная и сорная растительность Удмуртии. Ижевск : 141—152. (Совместно с С. Н. Неуструевой).

1978. Влияние внутренней среды посевов культурных растений на структуру ценопопуляций некоторых сорняков. Гл. II. В кн.: Агрофитоценоз, его специфика и структура. Изд. КГУ, Казань : 50—67. (Совместно с М. В. Марковым, М. Вит. Марковым).

Влияние культурных растений на сорняки и пути этого влияния. Гл. V. В кн.: Агрофитоценоз, его специфика и структура. Изд. КГУ, Казань : 105—128. (Совместно с Т. Н. Добрецовой, М. В. Марковым, С. Н. Неуструевой).

Т. Н. Добрецова, А. С. Казанцева.

Казанский государственный университет.

Получено 24 I 1978.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.331.2 (47)

Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л., «Наука», 1978, 184 с., 72 илл., ц. 2 руб. Тираж 1100

A. F. CHLONOVA, V. S. VOLKOVA, I. A. KULKOVA. *L. A. KUPRIJANOVA, L. A. ALESCHINA.* POLLEN OF DICOTYLEDONOUS PLANTS FROM THE FLORA OF EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R. 1978

В 1972 г. вышел в свет первый том руководства «Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР», написанный Л. А. Куприяновой и Л. А. Алешиной (ред. Л. А. Куприянова). Задача издания — описание пыльцы и спор важнейших представителей всех семейств сосудистых растений, произрастающих в разных растительных зонах на этой территории. В работе дано алфавитное морфологическое описание пыльцы двудольных растений от *Aceraceae* до *Illecebraceae* включительно.

Рецензируемая книга тех же авторов является вторым томом руководства, как указано в аннотации. Этот том начинается кратким введением, освещающим новое в морфологии пыльцы; затем следует небольшой раздел о значении эталонных коллекций пыльцы и спор и о необходимости их создания и хранения в лабораториях. Основу книги составляют описания пыльцевых зерен, рисунки и таблицы микрофотографий, охватывающие семейства двудольных от *Lamiaceae* до *Zygophyllaceae*.

Лаконичным языком, при полном единообразии подачи материала, используя принятые в палинологии морфологические термины, авторы описали в этом томе 303 вида, относящихся к 186 родам из 56 семейств. В обоих же томах описано 566 видов, относящихся к 367 родам из 109 семейств.

Эталонные коллекции препаратов, на которых основываются описания пыльцы и спор современных растений, необходимы и используются не только для решения вопросов систематики и филогении, но также для сравнения и отождествления ископаемых дисперсных пыльцевых зерен и спор. Для составления таких коллекций наиболее доступны растения местной флоры. Однако эти коллекции должны быть более обширными и охватывать пыльцу и споры растений и других флор. Тщательное изучение и описание пыльцы помогают установить родственные связи между растениями, так как пыльца сохраняет устойчивые признаки семейства, рода и даже вида. Куприянова в разделе об эталонных коллекциях совершенно справедливо отмечает изменчивость морфологических свойств пыльцы одного и того же вида и правильно рекомендует исследовать ее из большого числа местонахождений. Описания пыльцы и спор растений из различных географических районов используются палинологами для выяснения генетических связей ископаемых растений с современными, для установления флористических связей в прошлом, для определения путей миграции отдельных таксонов растений. С этой точки зрения описания пыльцы современных растений, относящихся к флоре различных районов, представляют исключительный интерес для палеопалинологов и палиноморфологов.

Куприянова и Алешина, кроме описаний пыльцы отдельных видов, приводят краткую общую характеристику строения пыльцы каждого семейства. Здесь же сообщаются сведения о числе родов в семействе, спосо-

бах опыления, облике растений (вечнозеленое или листопадное, дерево, кустарник, трава). Приводятся основные работы по морфологии пыльцы и опубликованные данные по исследованию с трансмиссионным и сканирующим микроскопами. В немногих случаях даны ключи для определения пыльцевых зерен. Такие ключи составлены для родов семейств *Campanulaceae*, *Onagraceae* и *Pyrolaceae* и для видов, относящихся к родам *Betula*, *Nymphaea*, *Plantago* и *Ulmus*.

Описания многих видов сопровождаются хорошими рисунками, показывающими основные детали строения пыльцевых зерен. Микрофотографии сделаны с помощью светового микроскопа при увеличении в 1000 раз, 14 электронных микрографий выполнены со сканирующим микроскопом.

Книга Куприяновой и Алешиной представляет собой несомненно ценное пособие для палинологов-аналитиков в их повседневной работе. Эколого-географическая характеристика пыльцы и особенно семейств *Rosaceae*, *Malaceae* (род *Sorbus*), *Menyanthaceae*, *Nymphaeaceae*, *Onagraceae*, *Plantaginaceae*, *Plumbaginaceae*, *Polemoniaceae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae* имеет большое значение для реконструкции палеогеографических условий четвертичного периода. Палинологи, изучающие отложения кайнозоя, часто работают с пыльцой травянистых двудольных растений, имеющих важное значение для стратиграфии и для восстановления палеогеографических условий прошлых эпох, поэтому особенно ценны описания и изображения пыльцевых зерен этих растений. Книга Куприяновой и Алешиной будет полезна палинологам, занимающимся изучением пыльцы из кайнозойских отложений не только европейской части СССР, но и всей Сибири. Работы палинологов, изучающих кайнозой, в последние годы приобретают особо важное значение в связи с разработкой климатостратиграфии. Сравнение ископаемой пыльцы с пыльцой современных растений из различных местонахождений, изученных и описанных авторами, позволяет сделать выводы об экологии растений прошлых эпох, о рельефе, о климате. Выход в свет третьего тома с описанием пыльцы однодольных, голосемянных и спор папоротникообразных и с более широким использованием СЭМ ожидается с большим интересом. Считаем, что три тома будут настольными книгами для палинологов, занимающихся изучением пыльцы кайнофита.

А. Ф. Хлонова, В. С. Волкова, И. А. Кулькова.

Институт геологии и геофизики СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 11 IV 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 633.2.03 (437.2)

Hulina Nada. Agrobotanica istrazivanja livada u podrucju Turopolja. Zagreb. Universitatis Zagrabiensis facultatis agronomicae editiones scientificae. Posebna izdanja. Agriculturae conspectus scientificus. 1977, 43 (53), 108 с. (**Н. Хулина.** Агроботанические исследования лугов района Туролье. 1977)

L. G. NAUMOVA. *N. HULINA.* AGROBOTANICAL STUDY OF TUROPOLIE REGION MEADOWS. 1977

В резолюции III Всесоюзного совещания по классификации растительности (Ленинград, 1971) рекомендовалось использовать опыт классификации растительности на эколого-флористической основе представителей флористико-социологического направления Браун-Бланке, а также опыт этого направления по разработке информативных форм публикации результатов исследования с приведением фитоценологических таблиц.

Авторитет флористико-социологического направления в нашей фитоценологии с каждым годом возрастает (Миркин, 1978), и для советского читателя представляет интерес небольшая монография (кандидатская диссертация), изданная преподавателем кафедры ботаники агрономического факультета Загребского университета Надой Хулина. Книга является примером компактного и всестороннего рассмотрения широкого круга вопросов, возникающих при характеристике луговой растительности небольшого района. Эта работа интересна именно потому, что для советской фитоценологии такого рода региональные очерки отдельных типов растительности очень привычны, и рассмотрение рецензируемой книги будет способствовать обмену полезным опытом. Заметим сразу, что автор монографии достаточно хорошо знает советскую литературу и цитирует работы Т. А. Работнова, С. П. Смелова, И. В. Ларина и других советских луговедов.

Турополье — равнинно-увалистый район в долинах рек Сава и Купа, примыкающий к Викомерицкому нагорью. Климат там средиземноморского типа со средним количеством осадков свыше 700 мм (в отдельные годы — свыше 1000 мм). Площадь луговых угодий района исследования сравнительно невелика — около 13 тыс. га.

При характеристике луговой растительности автор ставила четыре задачи: систематизировать фитоценологические описания в соответствии с установками флористико-социологического направления, охарактеризовать агроботанический состав выделенных единиц, изучить их различные биологические характеристики, оценить по шкалам Х. Элленберга особенности экотопов выделенных ассоциаций.

Ассоциации охарактеризованы пятью упорядоченными валовыми фитоценологическими таблицами (35 конкретных описаний), что дает нам возможность сопоставить объем ассоциаций направления Браун-Бланке и аналогичных единиц, выделявшихся большинством советских луговедов по двум доминантам. Результат такого сопоставления показан в таблице. Нетрудно видеть, что внутри ассоциаций Браун-Бланке сообщества существенно различаются по характеру доминантов и в одной ассоциации имеются сообщества даже нескольких формаций в понимании отечественных фитоценологов. Почти каждое описание оказывается новой доминантной ассоциацией. Как будет показано ниже, тип флористической композиции, который положен в основу различения ассоциаций, позволяет игнорировать состав доминантов и рассматривать ассоциации как единые хозяйственные категории. Понятно, что пользоваться пятью типами удобнее и проще, чем тридцатью.

Для определения агроботанического состава (четыре фракции: злаки высокого кормового достоинства, злаки и осоки низкого кормового достоинства, бобовые, разнотравье) в каждой ассоциации в течение двух лет изучалось соотношение видов весовым методом. Это позволило установить значительные различия агроботанического состава ассоциаций. В первой ассоциации господствуют злаки и осоки низкого кормового достоинства и разнотравье, во второй и пятой — только злаки и осоки низкого кормового достоинства, в третьей и четвертой — ценные злаки, бобовые и разнотравье. Поскольку данные получены на большом числе участков и в течение двух лет, они достаточно устойчивы и объективны.

Биологический анализ травостоев разных ассоциаций выполнен путем сопоставления флористических спектров по различным биогруппам. Результаты каждого этапа этого анализа приведены также в форме таблиц, где показано изменение спектров по пяти выделенным ассоциациям. Автор анализирует спектры жизненных форм по Раункиеру, типов вегетативного размножения (дерновинные, корнеотпрысковые и т. д.), продолжительности жизни, соотношения вегетативного и семенного размножения, ритмов цветения, формы листа, характера ризосферы, устойчивости к скусыванию и вытаптыванию. Каждая из составленных таблиц кратко комментируется, но сама форма таблиц, единообразно построенных, настолько удачна, что текстовая часть в книге имеет явно подчиненное значение.

Сравнение ассоциаций, выделенных Н. Хулина по флористической композиции, и доминантных ассоциаций (цифрами указаны абсолютные частоты)

Доминантные ассоциации	Ассоциации, выделенные Н. Хулина				
	Caricetum—Tricostato vulpinae H-ić, 1930	Deschampsietum caespitosae H-ić, 1930	Bromo—Cynosuretum cristati H-ić, 1930	Arrhenatheretum elatioris Br.-Bl., 1925	Nardetum strictae campicolum Nom. Prov.
	номер единицы				
	1	2	3	4	5
Carex gracilis—Galium palustre—Gratiola officinalis	1				
Carex hirta—Galium palustre	1				
Gratiola officinalis—Ranunculus flammula—Eleocharis palustris	1				
Carex vulpina—Agrostis alba—Potentilla reptans	1				
Carex vulpina—Ranunculus repens	2				
Ranunculus repens—Carex vulpina—Poa trivialis	1				
Carex vulpina—Poa trivialis	1				
Deschampsia caespitosa		1			
Deschampsia caespitosa—Lotus corniculatus		1			
Trifolium patens—Deschampsia caespitosa		1			
Alopecurus pratensis—Deschampsia caespitosa—Holcus lanatus		1			
Deschampsia caespitosa—Galium palustre		1			
Stachys officinalis—Deschampsia caespitosa—Succisa pratensis		1			
Agrostis canina—Gentiana pneumonanthe		1			
Stachys officinalis—Deschampsia caespitosa		1			
Festuca pratensis—Trifolium pratense			1		
Trifolium patens—Trifolium pratense—Cynosurus cristatus			1		
Trifolium patens—Poa pratensis—Crepis biennis			1		
Stachys officinalis—Vicia cracca—Galium verum			1		
Trifolium pratense—Cynosurus cristatus			1		
Gaudinia fragilis—Bromus racemosus			1		
Trifolium campestre—Gaudinia fragilis—			1		
Galium verum			1		
Arrhenatherum elatius				1	
Arrhenatherum elatius—Knautia arvensis				1	
Arrhenatherum elatius—Galium verum				1	
Arrhenatherum elatius—Trisetum flavescens—Rhinanthus minor				1	
Festuca rubra—Medicago lupulina				1	
Trifolium repens—Arrhenatherum elatius—Poa pratensis				1	
Nardus stricta					1
Agrostis canina—Sieglingia decumbens					1
Nardus stricta—Plantago lanceolata					1
Achillea millefolium—Deschampsia caespitosa					1
Sphagnum causpidatum—Nardus stricta—Ranunculus flammula					1

Примечание. Доминантные ассоциации выделены по видам с обилием 3 (реже 2) и выше. Порядок видов в названиях при равном обилии произвольный, при разном — наиболее обильный вид помещен вначале.

Не имея возможности цитировать таблицы, отметим лишь некоторые выводы, сделанные автором, которые показывают достоинства избранного классификационного подхода:

а) с уменьшением увлажнения почвы возрастает процентное участие терофитов;

б) во всех ассоциациях преобладают дерновинные растения;

в) ассоциации существенно различаются по кривым цветения, что должно учитываться при определении очередности скашивания;

г) в ассоциации Arrhenatheretum elatioris Br.-Bl., 1925 преобладают виды с широкими листьями, в ассоциации Nardetum strictae campicolum Nom. Prov. — с игольчатыми, в остальных — с узкими и средними по ширине листьями;

д) самая мощная ризосфера установлена в сообществах ассоциации Arrhenatheretum elatioris Br.-Bl., 1925 и самая слабая — у Nardetum strictae campicolum Nom. Prov.;

е) во всех ассоциациях преобладают виды с умеренной устойчивостью к отчуждению, но сообщества разных ассоциаций по-разному устойчивы к вытаптыванию (менее устойчивые Deschampsietum caespitosae H—ić, 1930, Nardetum strictae campicolum Nom. Prov.).

Аналогично приводятся данные по оценке разных факторов местообитания с использованием шкал Элленберга: пять таблиц характеризуют флористические спектры каждой из выделенных ассоциаций, но на этот раз вместо долевых участий разных биологических групп используются средние оценки по шкалам.

Автор показывает, что по фактору увлажнения единицы ранжируются по ряду (от самых влажных местообитаний) 1—5—2—3—4 (нумерация единиц в соответствии с таблицей), по реакции почвенного раствора (от менее кислых) — как 1—4—3—2—5, по богатству почвы азотом (от наиболее богатых) — как 1—4—3—2—5, по отношению к теплу (от самых теплых)— как 1—3—4—2—5, по отношению к свету (от максимальных значений) — как 1—3—4—2—5.

Таким образом, Н. Хулина охарактеризовала составленную ею классификацию, и несмотря на то что в работе нет хозяйственных рекомендаций, они сами следуют из приведенных эколого-биологических показателей. Их точное технологическое описание — задача следующего этапа, который уже осуществляется на основе геоботанических данных.

Заканчивая рецензию, остается подчеркнуть, что автор трактует ассоциацию Браун-Бланке как хозяйственную категорию. Первым из советских ботаников подчеркнул принципиальную возможность использования синтаксонов Браун-Бланке для хозяйственных целей Т. А. Работнов (1967), и работа Н. Хулина еще раз подтверждает необходимость перехода от признания бесчисленного количества дробных доминантных типов лугов к более экологичному пониманию типа луга на основе учета флористической композиции, отражающей свойства местообитания.

Давая книге Н. Хулина высокую оценку, трудно удержаться от замечания общего характера: автор не использует статистических методов, которые для данной работы были бы очень полезны.

ЛИТЕРАТУРА

Миркин Б. М. (1978). Метод классификации растительности по Браун-Бланке и современная отечественная фитоценология. Бюлл. МОИП, отд. биол., 83, 3. — Работнов Т. А. (1967). *Х. Элленберг.* Растительность Средней Европы и Альп. Бот. ж., 52, 1.

Л. Г. Наумова.

Башкирский государственный педагогический институт, Уфа.

Получено 11 III 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (98)

Арктическая флористическая область. Под редакцией Б. А. Юрцева, Л., «Наука», 1978. 166 с., ц. 1 р. 80 к. Тираж 1150

YU. R. SHELJAG-SOSONKO, YA. P. DIDUKH. (*A REVIEW*). THE ARCTIC FLORISTIC REGION. 1978

Рецензируемая книга представляет собой сборник статей, написанных на основе докладов, которые были заслушаны на симпозиуме по проблеме «Флористическое ограничение и разделение Арктики» 7-й секции («Флористика и ботаническая география») XII Международного ботанического конгресса в Ленинграде (1975 г.).

Значение проблем, рассматриваемых в книге, выходит далеко за рамки Арктики и затрагивает многие принципиальные, в частности методологические и методические, вопросы современной фитогеографии.

Основную часть книги как по объему, так и по значению составляет раздел «Флористическое ограничение и разделение Арктики» (с. 9—104), написанный ведущими отечественными флористами, знатоками арктической флоры Б. А. Юрцевым, А. И. Толмачевым, О. В. Ребристой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград). В этой части, отражающей высокий уровень ботанико-географических исследований, продолжена разработка идей школы А. И. Толмачева. Как пишет в «Предисловии» Б. А. Юрцев, характерной чертой для нее является стремление «решать даже местные вопросы флористики на основе (и фоне) широких циркумполярных сравнений и в тесной связи с проблемами истории арктических флор и ландшафтов» (с. 7). Для этой цели Арктика является удачной моделью, так как на ее территории растительный покров еще не претерпел тех изменений, которые свойственны растительному покрову более южных регионов.

Указанный раздел посвящен важной проблеме ботанической географии — изучению дифференциации флор. Это потребовало от авторов расширения концептуального аппарата и разработки ряда методологических подходов и новых методов. В результате открываются большие возможности в решении как вопросов районирования всей Голарктики, так и ряда других ботанико-географических проблем. Раздел состоит из трех глав. В первой, озаглавленной «К выделению Арктической флористической области» (с. 9—40), авторы проводят отграничение области собственно арктической флоры от других, показывают большую ее цельность и специфичность и определяют ранг данной фитохории во флористическом делении Земли. Главным критерием, на основе которого решаются указанные выше вопросы, является всесторонний анализ флоры, тесно увязанный с анализом экологических условий, которые создают в работе необходимый «фон». Новым и заслуживающим внимания и дальнейшего развития следует считать то, что авторы рассматривают не только статическую, но и динамическую сторону флоры, в частности активность видов. Изменение соотношения активных видов во флорах является, по их мнению, наиболее универсальным критерием зонального разграничения растительного покрова.

Дискуссионный вопрос о ранге Арктической фитохории решается с позиций комплексной оценки флористических показателей, а не на основе общепринятого ведущего диагностического критерия — количества и ранга эндемичных таксонов. Последний вследствие молодости арктической флоры оказался малоинформативным и сравнимым, так как флоры по количеству эндемиков сильно обедняются от тропиков (300—500 родов) до Арктики (2—5 рода) и становятся несопоставимыми. В связи с этим авторы всесторонне анализируют исследуемый регион на основе комплексных флористических показателей, тем самым подчеркивая его большую специфику и изоляцию от бореальных флор, и это дает им право выделить Арктику в ранге флористической области. Безусловно ценным является предложение авторов научно «взвешивать» признаки. Последнее особенно

важно отметить, так как при выделении фитохорий других регионов в силу различных исторических, географических и климатических причин ведущую роль могут играть те флористические признаки, которые для Арктики несущественны. Например, если в Арктике обращают на себя внимание самобытность криофитного типа флоры, полное отсутствие голосемянных на основной территории области и спайнолепестных на многих высокоарктических островах, а также специфика систематической структуры (набор и распределение десяти ведущих семейств, которые составляют от $^2/_3$ до $^4/_5$ общего числа видов) при незначительном проценте эндемичных таксонов, то при разграничении Средиземноморской и Ирано-Туранской флористических областей бо́льший удельный вес имеет критерий эндемизма (Тахтаджян, 1978). В качестве вспомогательных критериев авторами удачно применены экологический, ценотический и др.

Вторая глава «Принципы флористического разделения Арктики» (с. 40—47) посвящена обсуждению этой важной ботанико-географической проблемы. Хотя авторы оговаривают, что для установления ранга фитохорий еще не найдено единых критериев и, возможно, таковые и не существуют для всей Земли, однако следует отметить, что использованные ими принципы с успехом могут быть применены по крайней мере в пределах всей Голарктики. В частности, главнейший принцип — выделение фитохорий и установление их ранга по комплексу флористических показателей с применением научного «взвешивания» признаков — следует, на наш взгляд, рассматривать как общий принцип для флористического районирования.

Ярким примером научного «взвешивания» признаков могут служить отказ авторов от отражения в районировании хотя и резко выявленного «короткого», но и очень подвижного градиента широтной зональности и принятие «длинного» более устойчивого долготного градиента. Этот принцип районирования следует взять на вооружение флористам, работающим в горных регионах, где, как известно, использование в качестве критерия высотного градиента всегда ведет к выделению регионов на ценотипологической основе, которые в конечном счете оказываются неподчиненными более общим региональным характеристикам. Следовательно, «взвешивая» «короткий» высотный и «длинный» региональный градиенты флоры при районировании горных территорий, мы должны отдавать предпочтение последнему.

Новым во флористическом районировании является примененный авторами критерий выделения фитохорий на основе дифференциальных и кодифференциальных таксонов, а также учет негативных особенностей флоры (отсутствие дифференциальных и кодифференциальных таксонов), так как признак отсутствия иногда является не менее важным, чем его присутствие.

Одним из труднейших вопросов в районировании является вопрос о границах фитохорий, которые вследствие различных причин могут иметь как дискретный, так и размытый характер. Авторы не только учитывают размытость границ между фитохориями, но и пытаются отразить это, выделяя переходные фитохории, которые они относят не к соседним, но вместе с соседними — к более общим. Это понятие перекликается с понятием о «буферных сообществах», или «экотонах», применяемых в геоботанике, и, видимо, отражает современное состояние ботанико-географического районирования. И хотя при этом возникают определенные логические противоречия, все-таки этот поиск является перспективным на пути решения важной проблемы, связанной с континуальным характером границ фитохорий.

Более половины объема работы занимает специальная часть, содержащая большой конкретный фактический материал по флоре Арктики: обзор и описание фитохорий, аналитические списки дифференциальных и кодифференциальных элементов флор провинций и подпровинций области, которые являются конкретным примером применения разработанных авторами методов и теоретических положений, а также значительно дополняю-

щие и уточняющие литературные данные по этой интересной и малоизученной флоре.

В этой же книге опубликованы три небольшие работы С. Б. Янга (Центр северных исследований, Уолкот, США), Т. В. Бехера (Институт анатомии растений и цитологии, Копенгаген, Дания) и У. И. Реннинга (Ботанический институт Университета в Трондхейме, Норвегия).

В статье С. Б. Янга «Фитогеография североамериканской Арктики» (с. 105—126) дается общая ботанико-географическая характеристика арктической флоры Северной Америки и освещаются пути ее формирования. Работа привлекает читателя прежде всего критическим подходом исследователя ко многим установившимся взглядам на развитие флоры Арктики, в связи с чем читается с большим интересом. Она начинается с выяснения отношений между арктической и альпийской флорами, которые определяются множеством факторов. Несмотря на то что автор на первое место ставит историко-географический фактор (смыкание альпийской флоры с современной арктической, историю контакта ее с Арктикой на протяжении четвертичного периода), а потом уже учитывает сходство климатических и других экологических условий, тем не менее, на наш взгляд, вся статья является прекрасным доказательством того, что эколого-климатические условия играли ведущую роль в формировании и развитии арктической флоры. В основе этой концепции лежит идея, согласно которой распространение арктической тундровой растительности было обусловлено непосредственным влиянием морского климата. Отметим, что влияние морских бассейнов, создающих специфические экологические условия, в современной ботанической географии недооценивается. Например, очевидная и явная связь Средиземноморской флоры с морским бассейном не находит достаточного отражения в ботанической литературе: более того, морской бассейн чаще всего рассматривается лишь в качестве существенного барьера для расселения видов, в связи с чем для объяснения проникновения их с одного берега на противоположный «строятся» гипотетические мосты суши. Поэтому является очень важным вывод С. Б. Янга о том, что барьерное значение узких проливов и водных каналов, типичных для Канадского Арктического архипелага, было невелико для формирования арктической флоры, так как расселение растений может осуществлятся сразу широким фронтом.

Автор, подходя критически к взглядам Э. Хультена об уникальных особенностях беренгийской флоры и к признанию ее в качестве реликтовой, достаточно четко и полно обосновал решение некоторых важных и дискуссионных вопросов, связанных с влиянием ледника на формирование арктической флоры. Согласно его мнению, эта флора заселила территорию Канадской Арктики 7—15 тыс. лет назад и состоит из агрессивных видов. Современные ареалы этих видов коррелируют не с географическим положением источников заселения, а скорее с толерантностью данных видов. Существующие очаги эндемизма объясняются автором с позиций эколого-географических условий Арктики и связи ее флор с крупными горными системами, богатыми альпийскими видами. Проникновение последних в Арктику, согласно взглядам автора, обусловлено преадаптацией их к условиям тундры. Этот вывод необходимо подчеркнуть особо, поскольку роль преадаптации в современной отечественной флористике часто недооценивается.

Статья Т. В. Бехера «Фитогеография Гренландии (Обзор и перспективы)» (с. 127—142) знакомит читателей с особенностями флоры самого большого в мире острова (Гренландия), которая насчитывает около 500 видов сосудистых растений. Ведущим фактором, обусловливающим распределение видов в пределах острова, является изменение влажности климата от гиперокеанического (2000 мм осадков в год) до гиперконтинентального. Именно это наряду с низкими температурами накладывает главный отпечаток на распространение как древесных, так и травянистых западноарктических (американских) и восточноарктических (европейских) видов растений. В качестве критерия районирования использованы количественные

соотношения между высокоарктическими, низкоарктическими и бореальными элементами. Число последних значительно возрастает при продвижении на юг, что позволило автору отнести южную часть острова к бореальной. Особое внимание уделено анализу эндемиков Гренландии, составляющих 6—7% флоры, которые возникли в результате аллоплоидии (*Saxifraga nathorstii* и *Braya intermedia*) и путем апомиксиса (*Hieracium*, *Antennaria*, *Potentilla* и др.). Детальное экспериментальное изучение эндемиков привело Т. В. Бехера к очень интересному выводу о произошедшей в результате миграций у многих из них редукции генофонда.

В заключительной статье У. И. Реннинга «Фитогеография арктической Западной Европы» (с. 143—152) рассматривается флора островов Свальбарда и северной части Скандинавии, дается ее разделение на эколого-географические группы. Количественное сопоставление видов в выделенных группах в различных регионах послужило основой для районирования исследованной территории.

Таким образом, рецензируемый сборник представляет собой ценный труд, включающий результаты изучения северных флор, который вносит существенный вклад в решение стратегической задачи современной флористики: выяснение происхождения, механизмов формирования, организации, закономерностей географического распространения и охраны естественных флористических систем различного уровня.

Ю. Р. Шеляг-Сосонко, *Я. П. Дидух*.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 2 III 1979.

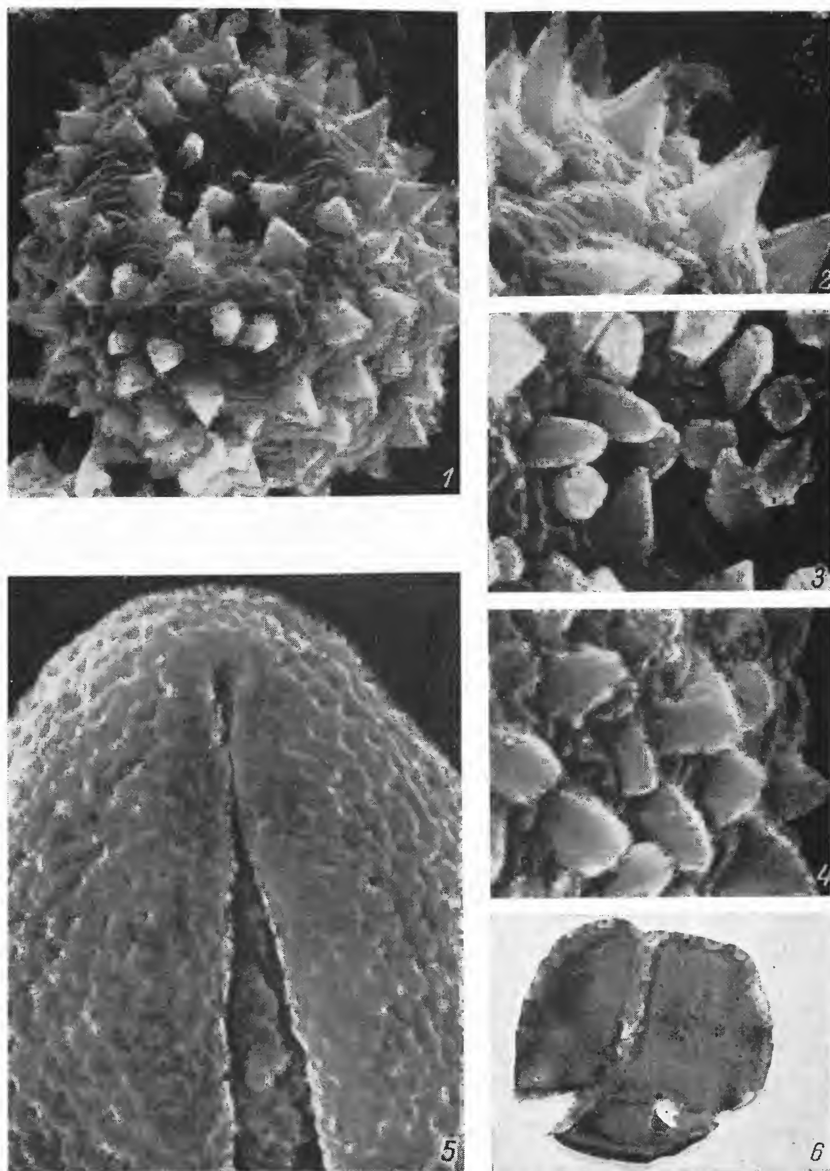


Рис. 1.

1, 2 — *Diphylleia grayi* Fr. Schmidt, Южно-Сахалинский заповедник, пос. Атласово, 30 V 1950, Кравченко, № 70, ×2200, 5000; *3, 4* — *D. cymosa* Michx., Herbarium Ledebourii, cult., ×5000; *5* — *Nandina domestica* Thunb., Schreder, 1931, cult., ×5000; *6* — *Ranzania japonica* T. Ito, Fukushima Pref., Himoemata-mura, 13 VI 1909, D. Hoshi, № 102 151.

К стр. 201

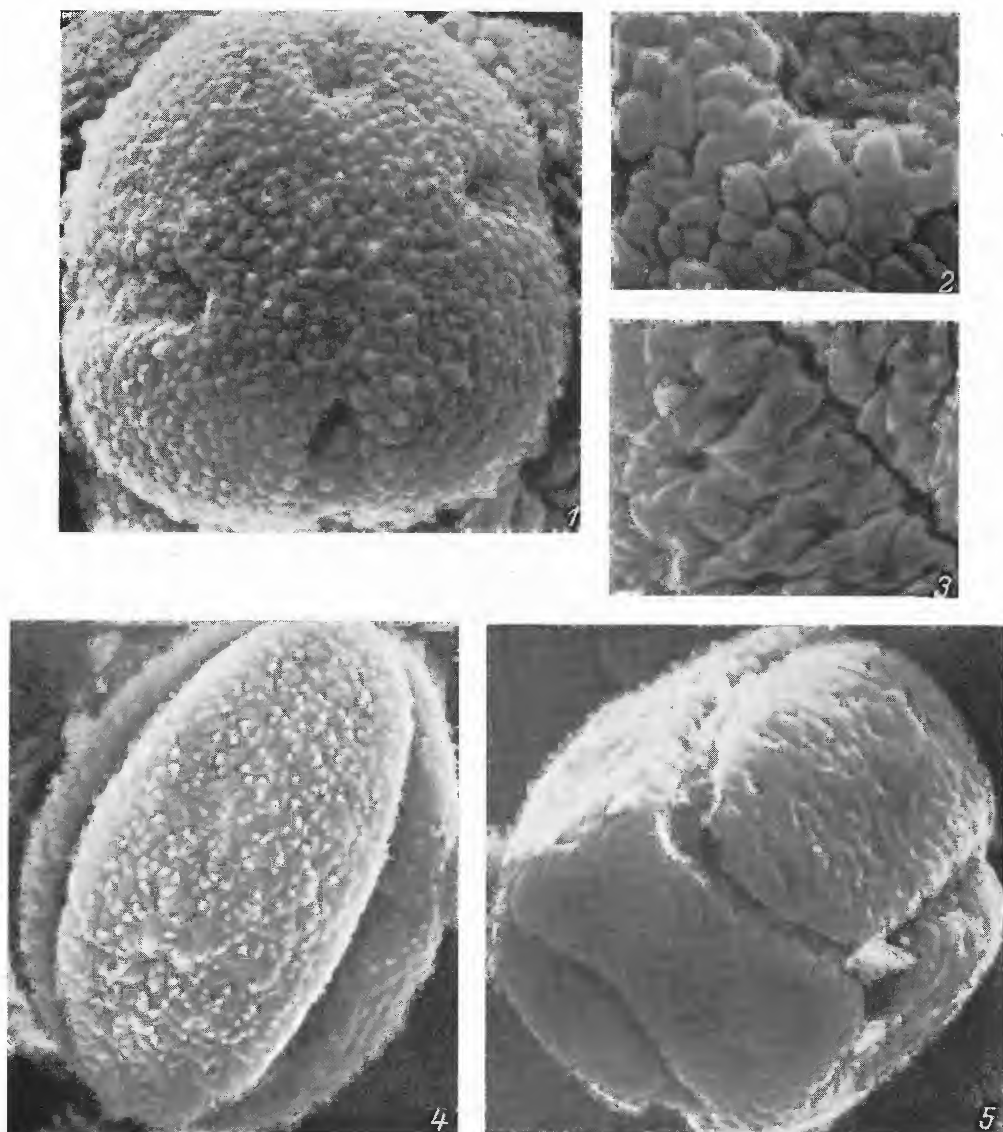


Рис. 2.

1, 2 — *Podophyllum hexandrum* Royle, Ленинградская обл., пос. Плодовое, 1977, В. П. Богданова, культ., ×2200, 5000; *3* — *P. peltatum* L., Ленинградская обл., пос. Плодовое, 1977, В. П. Богданова, культ., ×5000; *4* — *P. peltatum* L., USA, Texas, 19 III 1957, A. Traverse, № 293, ×2200; *5* — *Berberis poiretii* Schneid., КНР, провинция Ляопин, 8 V 1950, M. Нода, № 331, ×2200.

К стр. 203

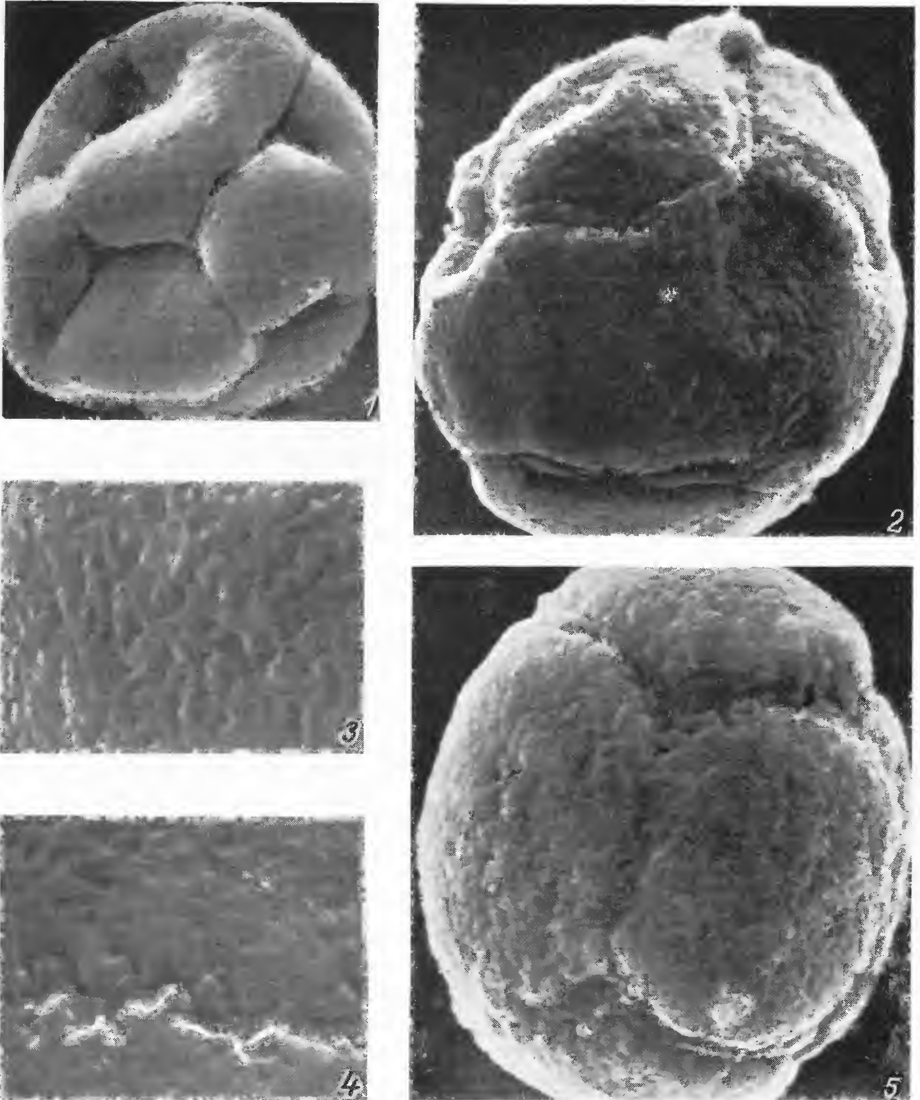


Рис. 3.

1, *3* — *Mahonia bealei* (Fort.) Carr., Южный Китай, 17 X 1959, коллектор неизвестен, № 123 037, ×1800, 5000; *2* — *Berberis diaphana* Maxim., Eastern Tibet, 10 VI 1026, J. E. Rock, № 14008, ×1800; *4* — *Mahonia fargesii* Takeda, 1915, Takeda, ×500; *5* — *B. nummularia* Bunge, Тадж. ССР, с. Рават, 19 IV 1962, Д. И. Филатов, № 78, ×2200.

К стр. 203

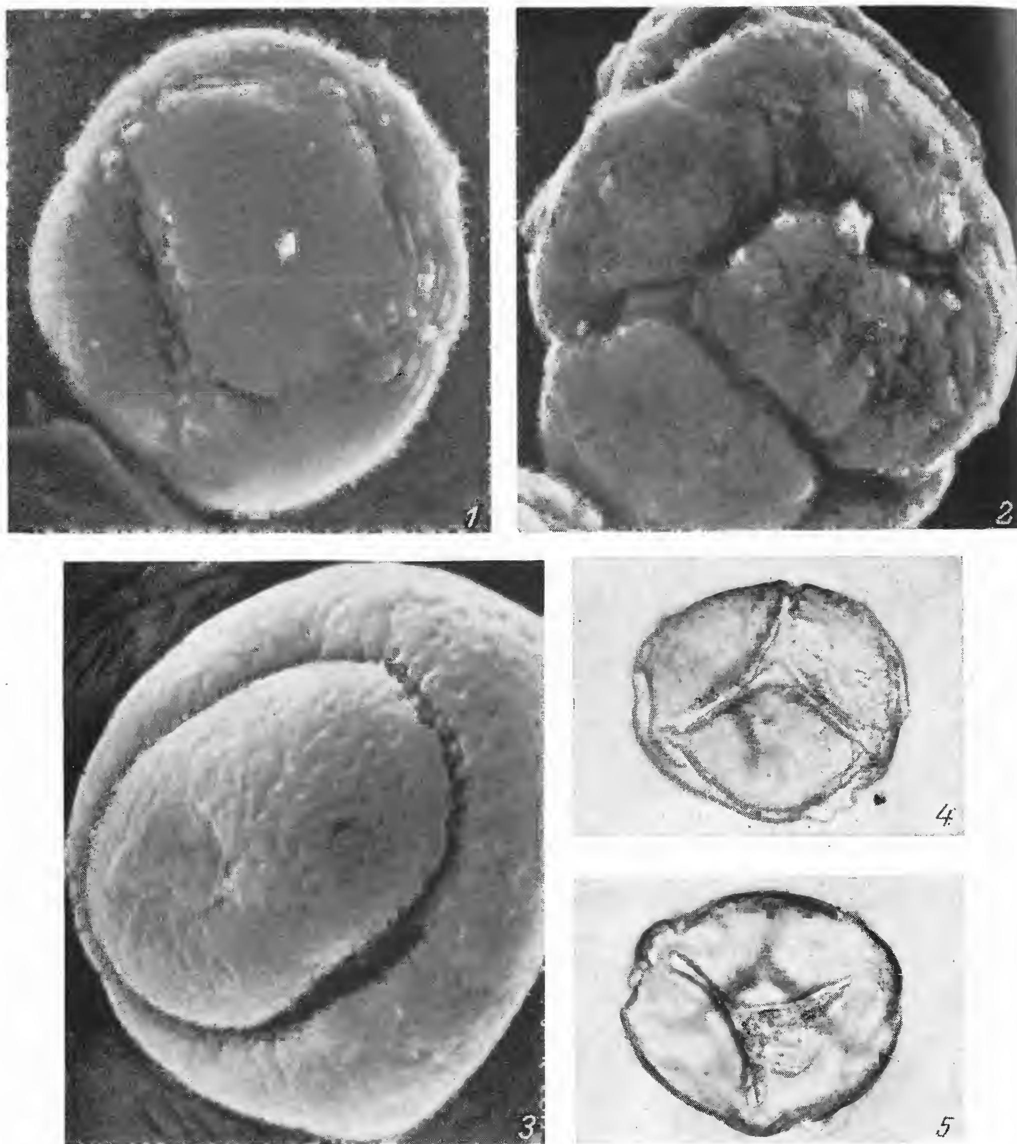


Рис. 4.

1 — *Mahonia mouillacana* Schneid., S-W Kansu, VI 1925, J. E. Rock, № 12 303, ×2200; 2 — *Berberis heterobotrys* E. Wolf, Южный Таджикистан, 4 VI 1960, В. П. Бочанцев, Т. В. Егорова, № 901, ×2200; 3 — *B. dubia* Schneid., Южная Монголия, ущелье Цзосто, 7 V 1908, С. С. Четыркин, № 189, ×1800; 4, 5 — *Ranzania japonica* T. Ito, Nagano Pref., 7 X 1971, M. Shimura, № 102 152 (4 — дистальная щель, 5 — проксимальная щель; ×1000).

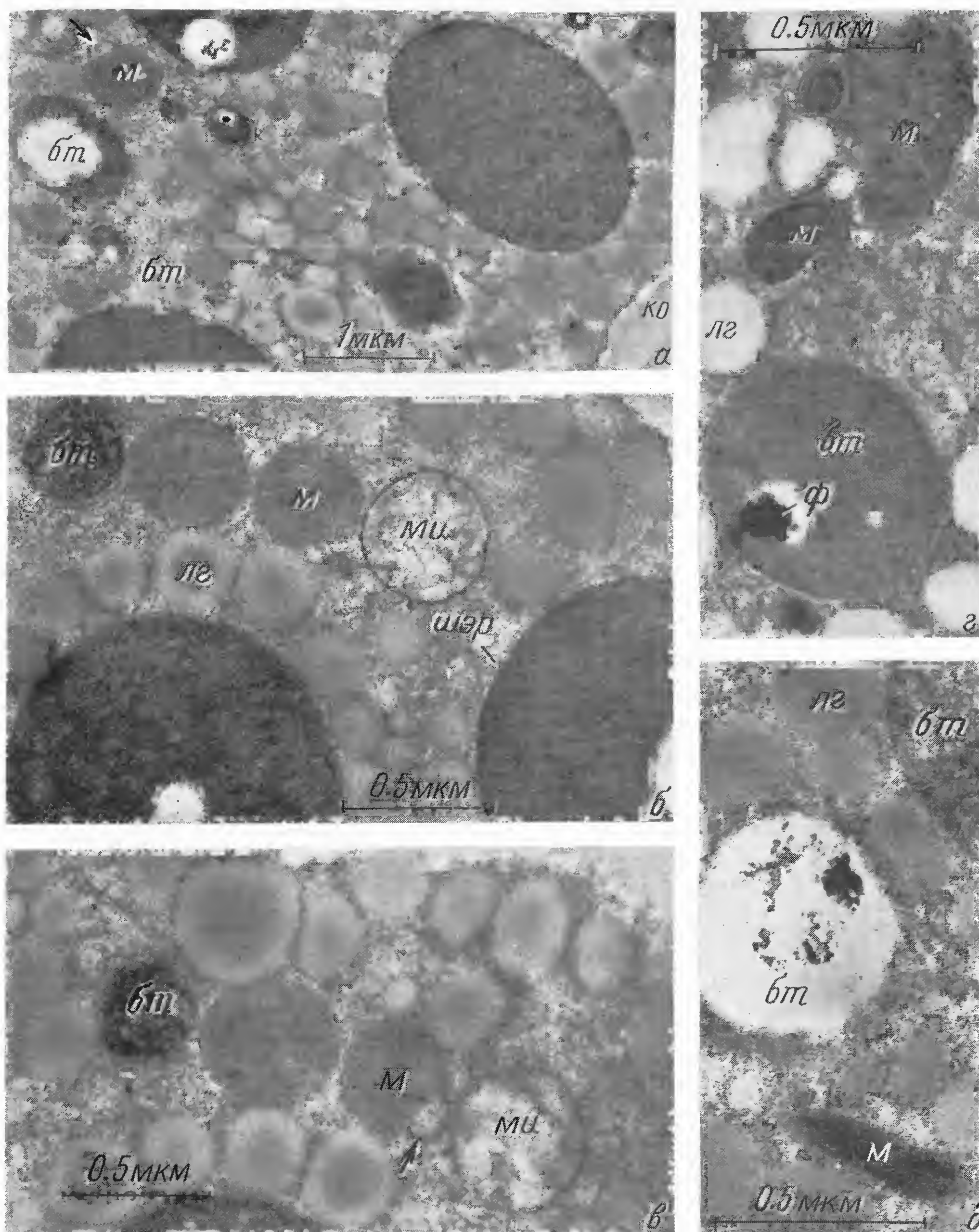


Рис. 1. Клетки зародышевого корешка ячменя через 2 ч 40 мин после намачивания семян.

а—в — неинкубированный материал, *г* — инкубация 4 ч без H_2O_2, *д* — двухэтапная 4-часовая инкубация в полной среде. *Стрелками* обозначены петлеобразные выросты микротелец.
м — микротельце, *ми* — митохондрия, *лг* — липидная глобула, *бт* — белковое тельце, *ф* — фитин, *шэр* — шероховатый эндоплазматический ретикулум, *ко* — клеточная оболочка.

К стр. 208

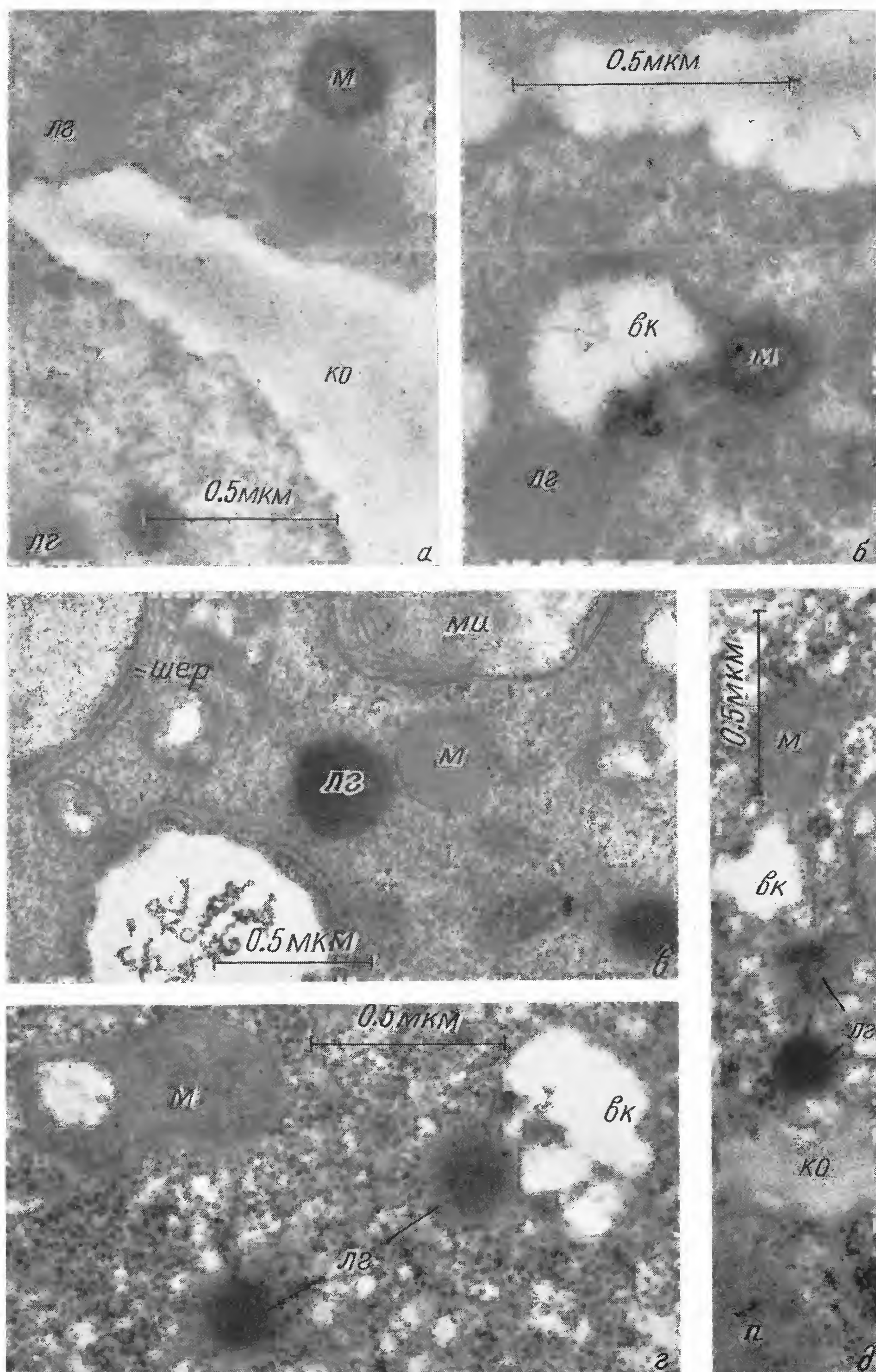


Рис. 2. Клетки корешка через один (*а—в*) и двое суток (*г, д*) после намачивания семян.
а, б — инкубация в полной среде. *вк* — вакуоль. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

К стр. 208

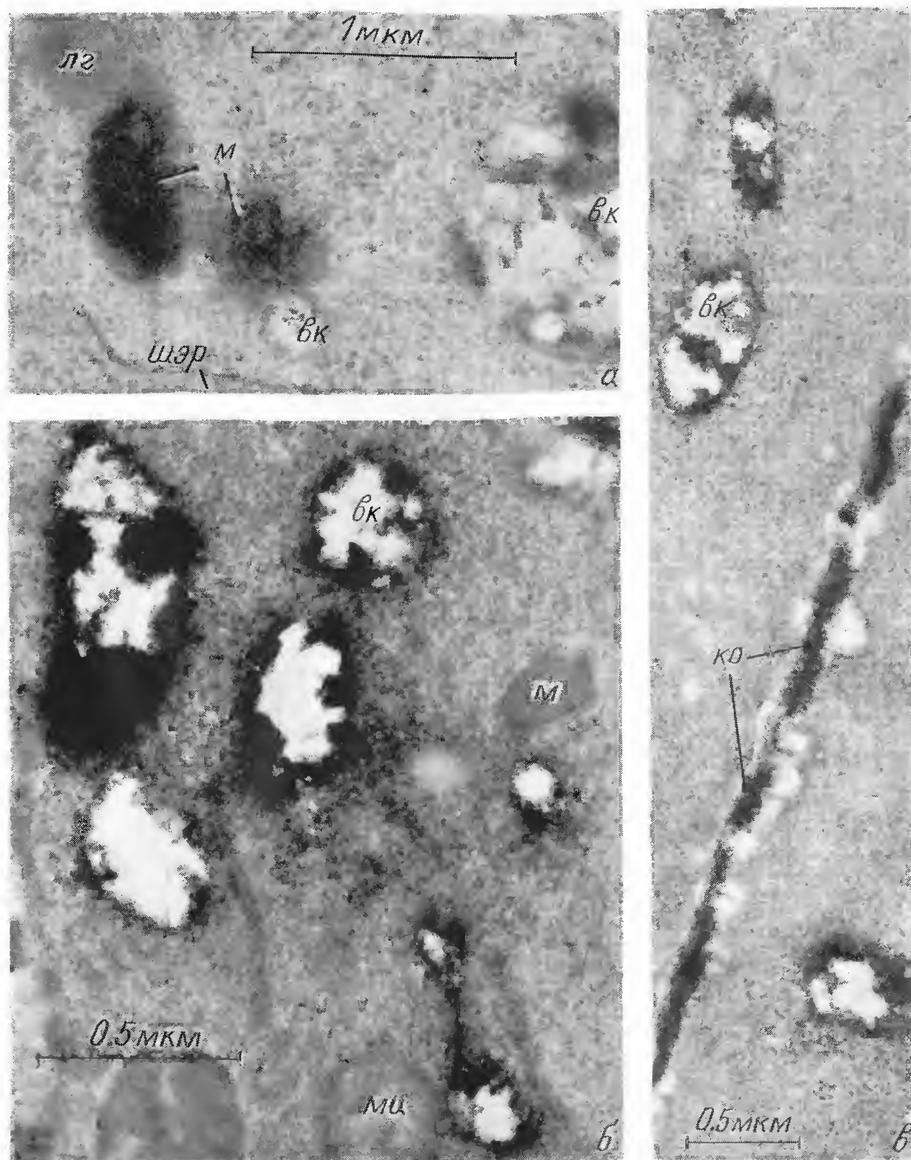


Рис. 3. Меристематические клетки корешка через трое суток после намачивания семян, инкубация 4 ч в ДАБ-содержащей полной среде.

Обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

К стр. 208

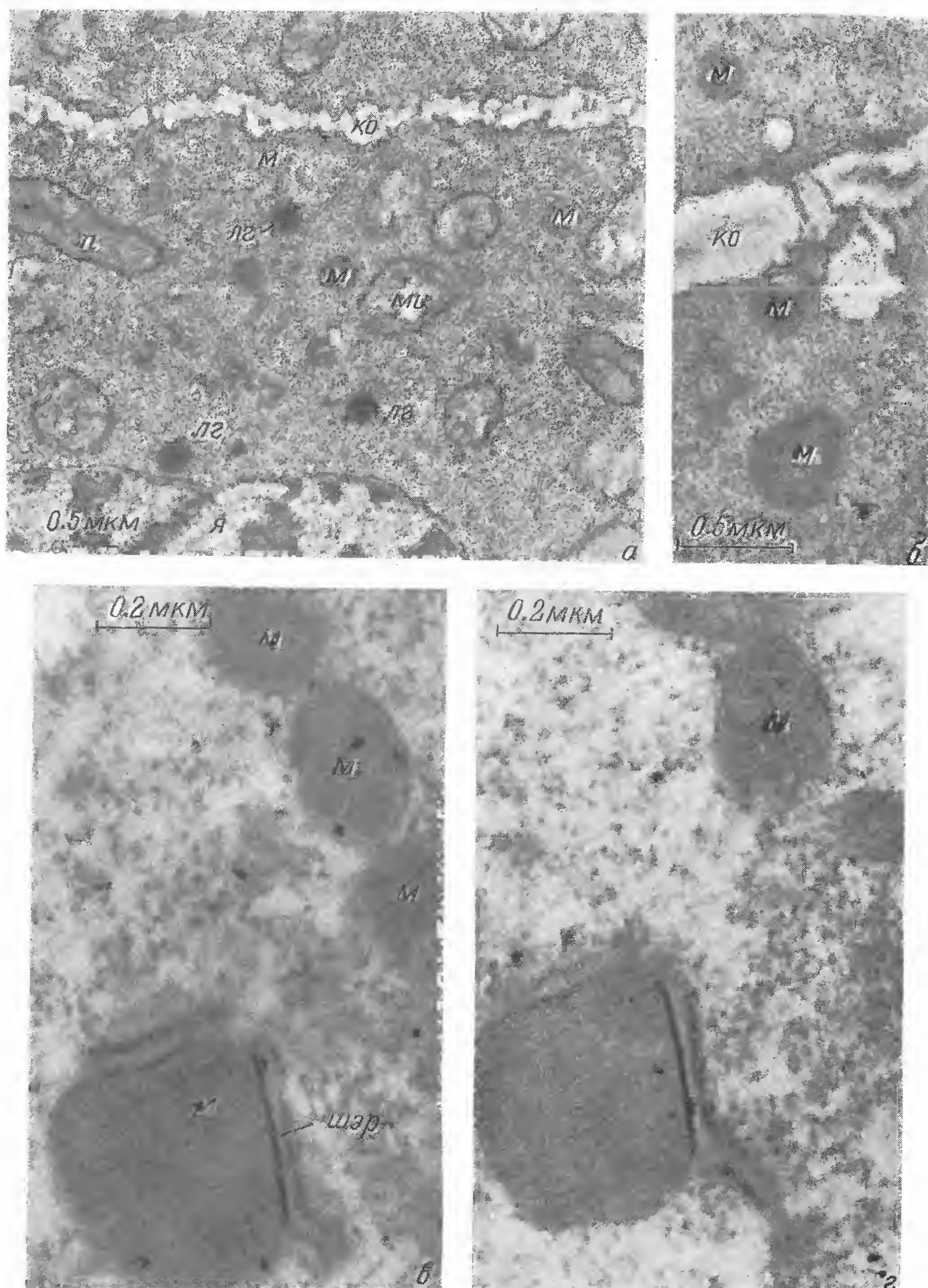


Рис. 4. Делящиеся меристематические (*а*, *б*) и начинающие дифференцироваться (*в*, *г*) клетки корешка через трое суток после намачивания семян.

п — пластида, *я* — ядро. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Vol. LXV № 2

February, 1980

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

1 р. 50 к.

Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ